Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

1 ex

1)

MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

2) A

3) Zoologie

4) 58-59

5) 1969-70

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

Série A - Zoologie

TOME LVIII

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1970

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

Pages

Fascicule 1

M. Gabe et H. Saint-Girons. — Données histologiques sur les glandes salivaires des Lépidosauriens 1-112

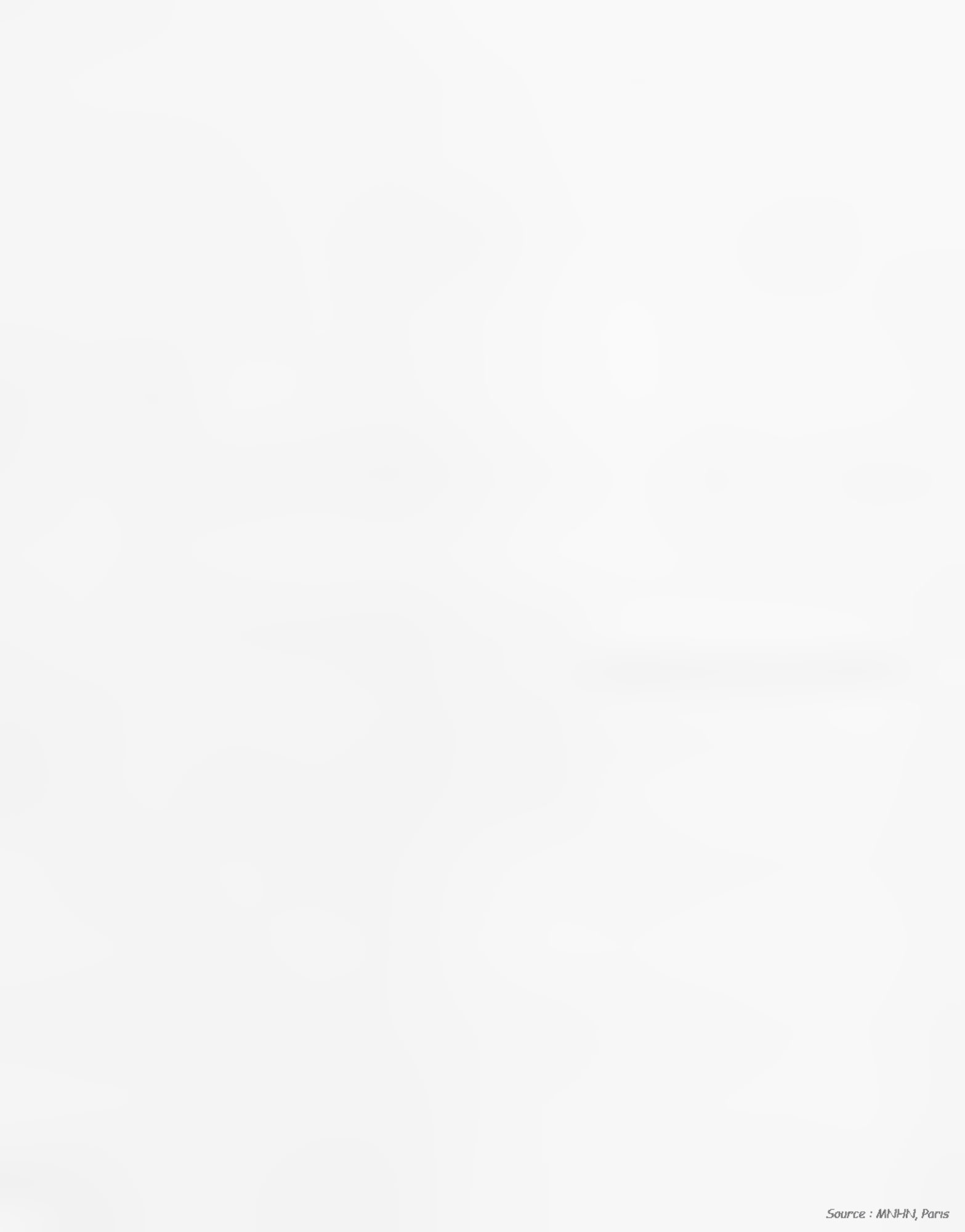
Fascicule 2

F. Ramade. — Données histologiques, histochimiques et ultrastructurales sur la *Pars intercerebralis* de *Musca domestica L.* 113-142

Fascicule 3

A. Raynaud et C. Pieau. — Contribution à l'étude des premiers stades de la formation des organes copulateurs chez les Reptiles 143-190

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Ir 260
2ex ex.

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME LVIII

FASCICULE 1

M. GABE et H. SAINT GIRONS

DONNÉES HISTOLOGIQUES SUR LES GLANDES SALIVAIRES DES LÉPIDOSAURIENS

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)

1969

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Tome LVIII, Fasc. 1.

DONNÉES HISTOLOGIQUES SUR LES GLANDES SALIVAIRES DES LÉPIDOSAURIENS

par

Manfred GABE et Hubert SAINT GIRONS

(Laboratoire d'Évolution, Faculté des Sciences, Paris et Laboratoire d'Ecologie générale, Muséum national d'Histoire naturelle).

SOMMAIRE

INTRODUCTION..... 3
MATÉRIEL ET TECHNIQUES..... 4
RÉSULTATS..... 8

I. GLANDES DU VESTIBULE BUCCAL..... 8
A. Glandes labiales classiques..... 8
Anatomie..... 8
Histologie..... 12

B. Glandes labiales individualisées par certains auteurs..... 23
1. Glande temporale antérieure..... 23
2. Glande postérieure..... 25
3. Glande temporo-mandibulaire des Typhlopidae..... 26

C. Glandes labiales spécialisées..... 27
1. Glande labiale séro-muqueuse de *Varanus salvator*..... 27
2. Glande à venin des Helodermatidae..... 29
3. Glande de Duvernoy..... 33
4. Glande à venin des Ophidiens protéroglyphes et solénoglyphes..... 39
5. Conduit excréteur de la glande à venin et glande accessoire..... 42

D. Discussion..... 47

8 564028 6

Source : MNHN, Paris

II. GLANDES DE LA CAVITÉ BUCCALE 51
A. Glandes palatines 51
B. Glandes sublinguales 56
Anatomie 56
Histologie 57
Discussion 74
C. Glandes linguales 77
D. Mucocytes de la cavité buccale 82

III. GLANDES SALIVAIRES DE SPHENODON PUNCTATUS 85
A. Tubes glandulaires intra-epithéliaux 85
B. Mucocytes de la cavité buccale 86
C. Glandes linguales 86

DISCUSSION GÉNÉRALE 88
Problèmes cytologiques et histochimiques 88
Évolution à l'échelle de la glande 91
Évolution anatomique 91
Évolution cytologique et histochimique 94
Rapports avec la biologie de l'espèce et fonction venimeuse 95
Régime alimentaire 96
Mode de vie 96
Évolution de la fonction venimeuse 96
Rapport avec la position systématique 100
Comparaison avec les autres vertébrés 102

CONCLUSIONS 105
RÉSUMÉ 106
BIBLIOGRAPHIE 109

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

L'histoire de nos connaissances sur les glandes salivaires des Lépidosauriens s'ouvre avec les publications de Charas (1668 à 1669), Redi (1764 à 1781), Fontana (1781), consacrées à la glande à venin des Ophidiens. C'est à Duvernoy (1804) qu'est due la première étude d'ensemble, portant à la fois sur des Sauriens et des Ophidiens. L'existence, dans la cavité buccale de *Sphenodon punctatus*, de glandes salivaires non individualisées du point de vue anatomique est connue depuis la publication *princeps* de Guenther (1868). A partir de ces travaux, les glandes annexées à la cavité buccale des Lépidosauriens ont fait l'objet d'un nombre appréciable de recherches anatomiques, parmi lesquelles il y a lieu de signaler surtout les mémoires de Meckel (1826), Duvernoy (1832), Leydig (1873), Oppel (1900), Bolk (1913), Woerdeman (1921), Phisalix (1922). La mise au point de Fahrenholz (1937) résume, sous une forme synthétique, l'essentiel des acquisitions antérieures à cette date et comporte une bibliographie exhaustive.

Le dépouillement des publications postérieures à 1937 fait apparaître une concentration des efforts, surprenante à première vue, mais facile à expliquer par des raisons pratiques. En effet, la grande majorité des travaux en question portent sur la glande à venin des Ophidiens et certains auteurs ont été conduits à l'exploration des autres glandes salivaires de ce groupe, alors que les mêmes organes des Sauriens et des Amphisbéniens ne semblent pas avoir retenu l'attention des biologistes. C'est ainsi que les publications de Bobeau (1912 à 1942), Gans et Kochva (1965), Kochva et Gans (1966 *a* et *b*), Kochva (1962 à 1966), Gennaro et collaborateurs (1960 à 1963), Rosenberg (1967), apportent de nombreuses précisions histologiques concernant la glande à venin des Solénoglyphes et des Protéroglyphes, tandis que les travaux de Smith (1943), Smith et Bellaire (1947), Taub (1966, 1967), Haas (1964), précisent la morphologie comparée des glandes salivaires des Ophidiens.

Il résulte de cette revue très sommaire que seules les techniques de l'anatomie microscopique ont été appliquées à l'étude des glandes salivaires autres que la glande à venin des Serpents; même ces techniques n'ont été maniées que sur un petit nombre de Sauriens, si bien que nos connaissances relatives aux glandes salivaires des Lépidosauriens sont à peu près aussi fragmentaires que celles qui concernent les Oiseaux. Cet état de choses contraste singulièrement avec la richesse de la documentation histologique concernant les glandes salivaires de nombreux Mammifères et devait inciter à profiter d'un matériel varié, rassemblé à l'occasion d'autres recherches, pour combler une lacune sensible de notre information.

Malgré des différences morphologiques non négligeables, l'unité fondamentale des organes étudiés ici est suffisante pour permettre un exposé synthétique, glande par glande, de nos résultats, en suivant la classification de Fahrenholz (1937), complétée par Taub (1966) en ce qui concerne les Ophidiens.

La plus grande partie du matériel utilisé dans ce travail a été rassemblé au cours de plusieurs Missions du Centre National de la Recherche Scientifique, en Amérique du Nord, dans le Pacifique Sud et au Cambodge. A ces occasions, notre travail a été grandement facilité par les nombreux Instituts et Stations biologiques où nous avons séjourné : Deep Canyon Desert Research Area, Division of Life Sciences, University of California, Riverside; Institute for comparative Biology et Department of Herpetology, San Diego Zoological Garden; Institut français d'Océanie, O.R.S.T.O.M., Nouméa; Innisfail field Station, Queensland, Institute of Medical Research; Animal Industry Branch, Northern Territory Administration, Alice Spring; Animal Ecology Division, D.S.I.R., Wellington; Service des Eaux et Forêts et Institut Pasteur du Cambodge, Phnom Penh.

Enfin, nous tenons à remercier particulièrement le docteur Carl Gans et les chercheurs de son équipe qui nous ont très obligeamment communiqué, avant leur parution, les manuscrits de leurs travaux sur les glandes venimeuses des Serpents.

La présente étude a été réalisée dans le cadre de la Recherche coopérative sur programme nº 166 du Centre National de la Recherche Scientifique.

BIBL. DU MUSEUM

Source : MNHN, Paris

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Le travail a porté sur *Sphenodon punctatus* et 55 espèces représentatives des différentes familles de Sauriens, Amphisbéniens et Ophidiens. Le tableau I précise la position systématique des espèces. Celles qui ont été étudiées par toutes les techniques de coloration et réactions histochimiques figurant dans le tableau II sont marquées d'un astérisque; les autres n'ont été examinées que par les procédés fondamentaux, composés en italique dans le tableau II.

TABLEAU I

Liste des espèces examinées

RHYNCHOCEPHALIA.		
	Sphenodontidae	+ *Sphenodon punctatus* Gray (2).
SQUAMATA.		
SAURIA.		
GEKKOTA.		
	Gekkonidae	+ *Hoplodactylus pacificus* (Gray) [2].
		Tarentola mauritanica L. (2).
	Pygopodidae	*Delma fraseri* (Gray) [1].
		Lialis burtonis Gray (1).
	Xantusidae	*Xantusia henshawi* Steineger (2).
IGUANIA.		
	Iguanidae	*Anolis cristatellus* (Duméril et Bibron) [1].
		Anolis evermanni Stejneger (1).
		Iguana iguana (L.) [1].
		Uta gruciosa Hallowell (1).
		+ *Phrynosoma m'calli* Hallowell (2).
	Agamidae	*Amphibolurus reticulatus* Gray (2).
		Physignatus longirostris (Boulenger) [1].
	Chamaeleonidae	*Brookesia spectrum* Buchholz (2).
SCINCOMORPHA.		
Lacertoidea.		
	Lacertidae	+ *Lacerta muralis* (Laurenti) [3].
	Cordylidae	*Cordylus cordylus* (L.) [1].
	Gerrhosauridae	*Gerrhosaurus flavigularis* Wiegmann (1).
	Teidae	+ *Cnemidophorus tigris* Baird et Girard (2).
Scincoidea.		
	Scincidae	*Egernia* sp. (2).
		Leiolopisma zelandica (Gray) [2].
		+ *Lygosoma taeniolata* Shaw (1).
	Feylinidae	+ *Feylinia currori* Gray (2).
ANGUIMORPHA.		
Anguioidea.		
	Anguidae	+ *Anguis fragilis* L. (3).
		Gerrhonotus multicarinatus Blainville (1).
		Ophisaurus koellikeri Guenther (1).
	Anniellidae	*Anniella pulchra* Gray (2).
	Helodermatidae	+ *Heloderma horridum* (Wiegmann) [1].

Source : MNHN, Paris

Varanoidea.		
Varanidae	+	*Varanus salvator* (Gray).
AMPHISBAENIA.		
Amphisbaenidae		*Blanus cinereus* (Vandelli) [1].
Trogonophidae		*Trogonophis wiegmanni* Kaup (1).
OPHIDIA.		
Typhlopoidea.		
Typhlopidae	+	*Typhlops punctatus* Leach (2).
		Typhlops braminus Daudin (2).
Leptotyphlopoidea.		
Leptotyphlopidae		*Leptotyphlops dulcis* Baird et Girard (2).
Booidea.		
Boidae	+	*Lichanura roseafusca* Cope (2).
		Eryx johni (Gray).
		Morelia spilotes (Lacépède) [1].
	+	*Calabaria reinhardti* Schlegel (1).
Anilidae		*Cylindrophis rufus* Laurenti (1).
Xenopeltidae		*Xenopeltis unicolor* Reinwardt (1).
Colubroidea.		
Acrochordidae		*Acrochordus javanicus* Hornsted (1).
Colubridae	+	*Coronella austriaca* Laurenti (2).
	+	*Natrix maura* (L.) [4].
		Natrix natrix (L.) [2].
		Storeria occipitomaculata Storer (2).
		Boaedon fuliginosus (Boié) [2].
		Oligodon taeniatus Gunther (2).
		Dasypeltis scaber (L.) [2].
		Enhydris enhydris Schneider (2).
		Dispholidus typus (Smith).
Elapidae	+	*Denisonia signata* (Jan) [1].
Hydrophidae	+	*Microcephalophis gracilis* (Shaw) [1].
	+	*Laticauda colubrina* (Schneider) [2].
Viperidae	+	*Vipera aspis* (L.) [3].
		Atractaspis sp. (1).
		Crotalus atrox Baird et Girard (1).
	+	*Crotalus viridis* Rafinesque (1).

L'ensemble des techniques n'a été appliqué qu'aux espèces dont le nom est précédé d'une +. Les chiffres () correspondent au nombre d'individus étudiés.

Pour toutes les espèces, nous avons eu à notre disposition des pièces fixées *in toto* par le liquide de Halmi (1952), décalcifiées à l'acide trichloracétique à 5 %, incluses à la paraffine et débitées en coupes sériées de 10 μ. Des têtes de *Lacerta muralis*, *Anguis fragilis*, *Heloderma horridum*, *Coronella austriaca*, *Natrix maura*, *Natrix natrix* et *Vipera aspis* ont, en outre, été fixées par les liquides de Bouin, de Carnoy et de Regaud, ce matériel étant inclus après dissection des pièces osseuses et sans décalcification. Le mode opératoire imposé par les conditions matérielles du prélèvement pour la majeure partie du matériel s'est évidemment soldé par l'extraction des acides ribonucléiques et du glycogène, ainsi que par un affaiblissement notable de la réactivité des groupement indoliques. Dans les légendes des figures, seules ont été indiquées les fixations autres que celles faites par le liquide de Halmi.

Le classement en catégories des cellules qui forment les unités sécrétrices des glandes salivaires des Reptiles pose des problèmes de nomenclature, la transposition directe des noms utilisés pour désigner les éléments cellulaires des glandes salivaires des Mammifères pouvant conduire à de sérieux mécomptes. Rappelons, à cet égard, l'évolution progressive du terme « cellule glandulaire séreuse ». Créé au départ pour définir des glandes à produit de sécrétion fluide, ayant une consistance aqueuse, ce terme a été progressive-

Source : MNHN, Paris

TABLEAU II

Colorations et réactions histochimiques utilisées

PROCÉDÉ	RÉFÉRENCE
Acétylation réversible	GABE et Mme MARTOJA (1956).
Coloration à :	
— l'azan de Heidenhain	HEIDENHAIN (1915).
— la fuchsine d'Altmann-picrate de vert de méthyle	GABE (1947).
— la fuchsine-paraldéhyde-trichrome en un temps	GABE (1953); GABE et Mme MARTOJA (1957).
— la gallocyanine	EINARSON (1932).
— l'hématoxyline ferrique	REGAUD (1910).
Coloration au :	
— bleu de gallamine	BECHER (1921).
— bleu acide d'alizarine	NEUBERT (1940).
— noir-naphtol B	HEIDENHAIN (1908).
Coloration de :	
— Mann	MANN (1894).
— Mann-Dominici	MASSON (1923).
— Pappenheim-Unna	LANA (1960).
— Ramon y Cajal	GABE (1968).
Épreuve de la :	
— diastase du malt	LISON (1960).
— ribonucléase	LISON (1960).
Méthode au :	
— bleu alcian-APS	MOWRY (1956, 1963).
— bleu alcian-jaune alcian	RAVETTO (1965).
— fer colloïdal	LISON (1960).
Méthylation réversible	FISHER et LEGLOC (1954); SEEGER et LILLIE (1959).
Réaction à :	
— l'acide periodique-Schiff (APS)	MCMANUS (1946).
— l'alloxane-Schiff	YASUMA et ICHIKAWA (1953).
Réaction au :	
— DDD	BARNETT et SELIGMAN (1952).
— ferricyanure ferrique	ADAMS (1956).
Réaction métachromatique	LISON (1960).
Tétrazoréaction de Dadelli	PEARSE (1960).

ment étendu aux cellules constitutives de ces glandes, puis appliqué sans discernement à toute cellule élaborant des grains de sécrétion érythrophiles. Ont ainsi été désignées sous l'étiquette « séreuse » un certain nombre de glandes dont le produit de sécrétion est riche en constituants glucidiques (voir GABE et ARVY, 1961; GABE, 1964, pour la bibliographie). Il nous paraît opportun de rappeler que la cellule parotidienne des Mammifères, choisie dans beaucoup de manuels élémentaires d'histologie comme type de description des cellules séreuses, élaborе en réalité un produit de sécrétion riche en constituants glucidiques (JUNQUEIRA et *al.*, 1951), ceux-ci ayant été identifié comme sialomucines (QUINTARELLI, 1963). Les auteurs récents (LEBLOND, 1950; MUNGER, 1964), proposent de distinguer, parmi les cellules glandulaires exocrines, des cellules séreuses, à produit de sécrétion fluide, les réactions histochimiques des polysaccharides donnant des résultats entièrement négatifs, des cellules séro-muqueuses, donnant des produits de sécrétion fluides mais qui contiennent des polysaccharides, ainsi que des cellules muqueuses dont le produit de sécrétion, visqueux, est riche en polysaccharides. Malgré son application aux glandes salivaires des Reptiles (KOCHVA et GANS, 1966; TAUB, 1967), cette nomenclature ne peut pas être utilisée dans notre cas, puisque les caractères physiques du produit de sécrétion, rejeté hors de la glande, nous échappent et que leur étude paraît difficile pour la plupart des glandes.

Source : MNHN, Paris

En outre, le dépouillement de nos données fait apparaître clairement l'existence de quatre types cellulaires, dont l'un ne semble pas avoir son équivalent chez les Mammifères. Nous sommes donc amenés à distinguer schématiquement et sans préjuger de leur filiation, les types cellulaires suivants :

a. *Cellules muqueuses ou mucocytes.* Doués des caractères morphologiques classiques, ces éléments contiennent un produit de sécrétion plus ou moins riche en composantes APS-positives et donnant toujours les réactions histochimiques des mucines acides, celles des protides étant négatives. Les caractères essentiels et les équivalences avec la nomenclature classique apparaissent dans le tableau III.

b. *Cellules muco-séreuses.* La morphologie générale de ces cellules correspond souvent plus ou moins à celle de mucocytes; leur produit de sécrétion est amphophile à un faible grossissement, l'exploration méthodique des préparations colorées par les trichromes usuels montrant, en fait, la coexistence de grains de sécrétion cyanophiles et érythrophiles. La réactivité à l'APS est le plus souvent forte, mais jamais nulle, la recherche des mucosubstances acides donnant toujours des résultats positifs. En outre, le produit de sécrétion contient toujours, en abondance plus ou moins grande, des protides décelables par les réactions histochimiques utilisées ici. Aucune catégorie cellulaire des glandes salivaires des Mammifères ne semble correspondre à ce type.

c. *Cellules séro-muqueuses.* Morphologiquement semblables aux cellules séreuses, ces éléments contiennent un produit de sécrétion également érythrophile et riche en protides, mais fortement APS-positif, la recherche des mucosubstances acides restant entièrement négative. Ce type de notre nomenclature est représenté, dans l'organisme des Mammifères, par les cellules lacrymales et les cellules de Paneth de l'intestin grêle; il correspond à la grande majorité des cellules érythrophiles représentées dans les glandes salivaires des Reptiles.

d. *Cellules séreuses.* Douées de caractères morphologiques généraux trop connus pour être rappelés ici, ces éléments élaborent un produit de sécrétion fortement érythrophile, riche en protides, mais dépourvu aussi bien de polysaccharides APS-positifs que de mucines acides. Signalons que ces cellules, dont les particularités correspondent à celles de la cellule pancréatique exocrine de certains Mammifères, sont très parcimonieusement représentées dans les glandes salivaires des Reptiles.

TABLEAU III

Définition des types cellulaires suivant les caractères histochimiques des produits de sécrétion

Caractères histochimiques des produits de sécrétion.	Affinités tinctoriales	Classification de LEBLOND (1950)	Classification et symboles adoptés ici
1. Protides abondants. Pas de glucides histochimiquement décelables (APS négatif).	Erythrophiles	Séreux	Séreux S
2. Protides abondants. Glucides autres que les mucosubstances acides (APS positif).	Erythrophiles	Séro-muqueux	Séro-muqueux SM
3. Protides plus ou moins abondants. Mucosubstances plus ou moins acides.	Amphophiles		Muco-séreux MS
4. Pas de protides histochimiquement décelables. Mucosubstances plus ou moins acides.	Cyanophiles	Muqueux	Muqueux M

Source : MNHN, Paris

RÉSULTATS

Conformément à la subdivision classique adoptée par FAHRENHOLZ, nous distinguons les glandes du vestibule buccal d'une part, celles de la cavité buccale d'autre part. Les glandes salivaires de *Sphenodon punctatus* sont traitées dans le dernier paragraphe de ce chapitre, puisqu'il s'agit de simples cryptes intra-épithéliales, siégeant dans les mêmes régions que les glandes salivaires des autres Lépidosauriens, mais indiscernables à la dissection et apparaissant seulement à l'examen des coupes.

I. GLANDES DU VESTIBULE BUCCAL

(Pl. 1, fig. A à J).

A. *Glandes labiales classiques.*

(Glandes maxillaires supérieures et inférieures, MECKEL, 1926, MÜLLER, 1830; glande sus-maxillaire et sous-maxillaire, DUVERNOY, 1832; glandes maxillaires, SCHLEGEL, 1837; glandes labiales supérieures et inférieures, PHISALIX, 1922, FAHRENHOLZ, 1937; glandes supra-labiales et infra-labiales, SMITH et BELLAIRE, 1947, TAUB, 1966).

ANATOMIE.

Les glandes labiales constituent, dans l'épaisseur des lèvres, un cordon formé de glandes monostomatiques bien individualisées. A la suite des recherches de BULK (1913) et de WIEDERSHEIM (1921), on distingue des glandes dentales et des glandes labiales *sensu stricto* suivant que le conduit excréteur débouche dans la cavité buccale au voisinage d'une dent ou dans un plan plus latéral. Il résulte de la mise au point de FAHRENHOLZ (1937) que les glandes labiales supérieures sont peu développées chez les Lézards; absentes chez beaucoup d'espèces, elles sont représentées, chez les Gekkonidae du genre *Ptychozoon*, par un petit massif situé sous l'œil; les Iguanidae, les Agamidae et les Chamaeleontidae possèdent des glandes labiales supérieures assez bien développées, quoique moins étendues que leurs homologues du maxillaire inférieur. Leur taille est encore plus grande chez les Serpents. Lorsque le cordon se continue jusqu'à l'extrémité du museau, avec une solution de continuité au niveau de la narine, sa partie antérieure prend le nom de glande prémaxillaire ou rostrale. Certaines glandes labiales supérieures des Serpents, appartenant au groupe dental, montrent une forte tendance à s'hypertrophier et à se différencier en glandes venimeuses. Ce fait explique l'intérêt apporté aux glandes labiales supérieures par de nombreux investigateurs dont l'objectif principal était l'inventaire des glandes à venin. Les publications de PHISALIX (1922), SMITH et BELLAIR (1947), TAUB (1967), en sont des exemples.

La constance, chez tous les Lépidosauriens examinés à ce jour, des glandes labiales inférieures est soulignée par l'ensemble des auteurs classiques et leur plus grand développement chez les Sauriens est très généralement admis. Mais la spécialisation dans le sens d'une fonction venimeuse n'est connue que dans le

Source : MNHN, Paris

genre *Heloderma* et ceci explique probablement qu'elles aient attiré l'attention des auteurs dans une mesure bien moindre que les glandes labiales supérieures. Il résulte des travaux qui viennent d'être cités (voir notamment WOERDEMANN, 1921; FAHRENHOLZ, 1937) que la division en glandes dentales et labiales propres est valable comme pour les glandes annexées au maxillaire supérieur. Le caractère purement muqueux des glandes labiales inférieures est très généralement admis.

Des glandes labiales supérieures n'existent chez aucun des Gekkota, Scincomorpha et Anguimorpha examinés en vue de ce travail et il en est de même chez *Anolis cristatellus*, *Anolis scutellatus* et *Phrynosoma m'calli*. Elles se présentent, chez *Uta graciosa*, sous forme d'une petite série de tubes glandulaires, contournés mais très peu ramifiés, qui longent la lèvre supérieure sur la moitié de son étendue environ, en commençant un peu en arrière du niveau de la narine. Le développement plus important des glandes labiales supérieures de *Iguana iguana* est à signaler, ainsi que leur disposition régulière en deux rangées dentales et une rangée labiale (fig. 1). Tout aussi développées chez *Physignatus longirostris* et *Amphibolurus reticulatus*, elles sont disposées en une rangée de glandes labiales *sensu stricto* dont les orifices excréteurs s'ouvrent sur le bord horizontal de la lèvre, ainsi que trois rangées superposées de glandes dentales dont les orifices excréteurs, proches les uns des autres, débouchent à la base du versant maxillaire de la lèvre. Chez *Brookesia spectrum*, les glandes labiales supérieures bordent tout le pourtour des lèvres, d'une commissure à l'autre et sont formées d'une rangée de glandes dentales qui s'ouvrent à la base même du maxillaire et de trois rangées de glandes labiales proprement dites.

Les glandes labiales supérieures des deux Amphisbéniens étudiés ici forment un massif important, allant de la narine à l'œil. Ce massif comporte huit glandes monostomatiques juxtaposées dont les canaux excréteurs, superposés, débouchent tous à la hauteur de la narine (fig. 2).

Typhlops punctatus et *Typhlops braminus* sont caractérisés par des glandes labiales supérieures particulièrement volumineuses. Deux grandes glandes rostrales, paires et symétriques, lobulées et monostomatiques, ont des canaux excréteurs qui débouchent à l'extrémité antérieure du plafond buccal, dans un plan transversal postérieur par rapport aux corps des glandes, les deux orifices étant proches l'un de l'autre. En arrière de ces formations se trouvent deux massifs pairs et symétriques, allant jusqu'à la hauteur de l'œil, chacun d'eux étant formé d'une grosse glande polystomatique fortement lobulée; il existe un orifice excréteur en avant du massif et plusieurs autres au niveau du tiers caudal de l'organe (fig. 4). Seules les deux glandes labiales antérieures existent chez *Leptotyphlops dulcis*; elles sont de petite taille et l'emplacement des deux orifices excréteurs correspond à celui qui vient d'être décrit chez les Typhlopidae.

A côté de glandes labiales supérieures et inférieures classiques qui ne diffèrent pas fondamentalement de celles que nous avons étudiées chez deux espèces de *Typhlops*, HAAS (1964) signale la présence, chez *Liotyphlops albirostris*, d'une glande monostomatique allongée, située sur la face externe de l'épais cordon labial. Nous n'en avons pas trouvé l'équivalent mais, de toute évidence, le problème des glandes labiales des Typhlopidae mérite d'être repris avec un matériel plus abondant.

Des glandes monostomatiques accolées les unes aux autres forment les massifs labiaux supérieurs, allongés le long de toute la lèvre supérieure, chez la plupart des Booidea et Colubroidea étudiés en vue de ce travail. Ces formations atteignent en arrière le niveau de la commissure des lèvres où elles parviennent au contact des glandes labiales inférieures. La hauteur du massif subit une certaine diminution dans la région loréale ou à la hauteur de la narine, puis augmente de nouveau dans la zone rostrale. Lorsqu'il existe une glande de Duvernoy, son emplacement correspond à une nouvelle diminution de la hauteur du massif labial supérieur; il en est de même au niveau de la glande à venin des protéroglyphes et des solénoglyphes. Les glandes labiales supérieures sont particulièrement peu développées chez *Xenopeltis unicolor*, *Acrochordus javanicus*, *Enhydris enhydris*, *Microcephalophis gracilis* et *Laticauda colubrina* ; elles sont, au contraire, de grande taille chez *Oligodon taeniatus*. La distinction, parmi les glandes labiales supérieures des Ophidiens examinés ici, de glandes labiales proprement dites et de glandes dentales, ne peut pas être faite dans les conditions techniques de notre travail; les orifices d'abouchement à la muqueuse buccale des canaux excréteurs ne sont jamais superposés et semblent se situer sur une seule ligne.

Tous les Sauriens examinés sont pourvus de glandes labiales inférieures. Peu développées chez les Gekkota (fig. 96), moyennement développées chez les Lacertoidea et les Scincoidea (fig. 316), elles ne sont pas différenciées, chez les adultes des deux groupes qui viennent d'être cités, en labiales propres et dentales.

Source : MNHN, Paris

FIG. 1

Coupe transversale de la mâchoire supérieure d'*Iguana iguana*. Trichrome en un temps, grossissement 32 diamètres, écran vert. Remarquer les deux glandes dentales et la glande labiale *sensu stricto* (partie droite du cliché).

FIG. 2

Coupe sagittale de la tête de *Blanus cinereus*. Trichrome en un temps, grossissement 24 diamètres, écran vert. Remarquer l'étendue des glandes labiales supérieures et la position rostrale de leurs pores excréteurs.

FIG. 3

Coupe transversale de la mâchoire inférieure de *Lygosoma tacnulata*. Même technique et même grossissement que fig. 2. Remarquer les glandes labiales inférieures bien développées ainsi que le massif postérieur de la glande sublinguale.

FIG. 4

Coupe transversale de la mâchoire supérieure de *Typhlops punctatus*. Alloxane-Schiff, même grossissement que figure 2 et 2. Remarquer le grand développement du massif labial supérieur, la différence de réactivité des zones muqueuse et séromuqueuse, l'abondance et le groupement des mucocytes de l'épithélium buccal supérieur.

FIG. 5

Coupe transversale de la mâchoire inférieure de *Calabaria reinhardti*. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, même grossissement que fig. 2 à 4. Remarquer le développement et la forte réactivité des glandes labiales inférieures.

Source : MNHN, Paris

FIG. 6

Coupe transversale de la mâchoire inférieure de *Cnemidophorus tigris*. Trichrome en un temps, grossissement 24 diamètres, écran vert. Remarquer le développement modéré des glandes labiales inférieures et la grande taille des glandes sublinguales.

FIG. 7

Coupe transversale de la mâchoire inférieure de *Brookesia spectrum*. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin; grossissement 32 diamètres. Remarquer la séparation nette des orifices excréteurs des glandes labiales *s. str.* et dentales, indiquée par un repli de la muqueuse buccale.

FIG. 8

Coupe transversale de la tête d'*Anguis fragilis*. Trichrome en un temps, grossissement 24 diamètres, écran vert. Remarquer l'absence de glandes labiales supérieures, les différences d'affinité tinctoriale des parties muco-séreuse et séro-muqueuse du massif labial inférieur ainsi que le massif postérieur de la glande sublinguale.

FIG. 9

Coupe transversale de la mâchoire inférieure de *Natrix maura*. Même technique et même grossissement que fig. 8. Remarquer le développement important, la lobulation et la diversité cellulaire du massif labial inférieur.

FIG. 10

Coupe transversale de la mâchoire de *Vipera aspis*. Même technique et même grossissement que fig. 9. Remarquer la diversité cellulaire moindre du massif labial inférieur.

FIG. 11

Coupe transversale de la mâchoire inférieure de *Storeria occipitomaculata*. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 32 diamètres, écran vert. Remarquer le développement important du canal excréteur pelotonné de la glande labiale inférieure (en clair sur le cliché).

Source : MNHN, Paris

Leur développement est plus grand chez les Iguania, la distinction entre labiales *sensu stricto* et dentales étant facile dans la plupart des cas. C'est ainsi que *Iguana iguana* présente, très nettement, une rangée de glandes labiales et une rangée de glandes dentales, alors que les *Anolis*, *Physignatus longirostris* et *Amphibolurus reticulatus* possèdent une rangée de glandes labiales propres et trois rangées de glandes dentales. Signalons toutefois que les glandes labiales inférieures de *Uta graciosa* et de *Phrynosoma m'calli* sont relativement peu développées et apparemment homogènes. Chez *Brookesia spectrum*, il existe trois rangées de glandes labiales *sensu stricto*, très nettement séparées d'une rangée de glandes dentales par un écran continu de tissu épidermoïde qui affecte, sur coupes transversales, la forme d'une languette allongée (fig. 7). Les glandes labiales inférieures des Anguioidea sont bien développées, homogènes et, comme chez les autres Sauriens, forment une bande continue le long de la lèvre inférieure (fig. 8). Il existe, chez *Varanus salvator*, une rangée externe de glandes labiales *sensu stricto*, une rangée interne de glandes dentales et une rangée intermédiaire difficile à rapporter de l'une plutôt que de l'autre catégorie (fig. 43).

Les glandes labiales inférieures des Amphisbéniens sont de grande taille; elles forment un massif continu qui, quoique bien développé dans la région rostrale, s'épaissit encore dans le sens aboral et participe à la constitution de la région temporo-mandibulaire.

Cet épanouissement dans le sens aboral des glandes labiales inférieures est encore plus marqué chez les Typhlopidae, famille caractérisée par la présence d'une glande temporo-mandibulaire qui représente en fait la partie caudale, particulièrement développée, du massif labial inférieur. Les mêmes considérations sont valables pour *Leptotyphlops dulcis*.

Les Booidea et les Colubroidea sont caractérisés par des glandes labiales inférieures homogènes dont le développement correspond sensiblement à celui des glandes labiales supérieures (fig. 9 à 11 et 24); un massif rostral, en continuité évidente avec les autres glandes labiales inférieures, existe dans tous les cas.

Histologie.

D'après l'ensemble des anciennes descriptions, les glandes labiales non spécialisées des Lépidosauriens sont de type muqueux et alvéolaire. Phisalix (1922), signale la présence de cellules « séreuses » dans le fond des glandes labiales supérieures des Colubridae et l'absence d'éléments de ce type chez les Viperidae; la disposition des cellules « séreuses » de *Natrix natrix* correspondrait, d'après Phisalix, aux croissants de Gianuzzi des glandes sous-maxillaires des Mammifères. Taub (1967 *a*) fait, à l'occasion d'un travail portant essentiellement sur la glande de Duvernoy, l'inventaire des cellules séreuses et muqueuses dans les glandes labiales supérieures des Colubridae. Sur les quatre types morphologiques individualisés par cet auteur et sommairement mentionnés à propos de la glande de Duvernoy, un seul comporte des glandes labiales supérieures mixtes, les trois autres des glandes labiales supérieures purement muqueuses. Dans une autre publication, plus synthétique mais portant sur un matériel plus étendu, le même auteur (Taub, 1967 *b*) distingue six types morphologiques différents en ce qui concerne la structure des glandes labiales supérieures. Un premier type, représenté par les Boidae et par *Agama agama*, seul Saurien pris en considération, est caractérisé par des glandes labiales supérieures multiples et purement muqueuses. Dans le deuxième type les glandes labiales, également multiples, sont mixtes, des cellules « séreuses » et muqueuses étant entremêlées dans les lobules. Le troisième type est caractérisé par la juxtaposition de lobules séreux et de lobules muqueux. C'est la concentration, en une glande monostomatique, des cellules séreuses qui est signalétique du quatrième type, la glande séreuse en question représentant le premier indice de la différenciation d'une glande de Duvernoy. Anatomiquement individualisée et mixte, cette dernière, associée à des glandes labiales muqueuses, caractérise le cinquième type, alors que les représentants du sixième sont pourvus de glandes labiales muqueuses et d'une glande de Duvernoy purement séreuse.

Il va de soi que cette classification morphologique ne tient pas compte des Hydrophidae, Elapidae et Viperidae pourvus, à côté de glandes labiales supérieures, d'authentiques glandes à venin.

Raynaud (1961) signale l'existence, chez *Anguis fragilis*, de tubes muqueux banaux et de tubes « séreux », dont les cellules élaborent un produit éosinophile; cette dualité morphologique dans des glandes labiales incite l'auteur à poser la question de leur fonction vénimeuse.

Même dans les cas où la dissection donne l'impression de massifs glandulaires uniques, les glandes labiales représentent en réalité des complexes de glandes tubulo-acineuses ramifiées, chaque glande étant monostomotique et gardant son individualité. Chacune de ces glandes est entourée d'une capsule conjonc-

Source : MNHN, Paris

tive, d'épaisseur variable suivant la taille de l'animal. Des fibres collagènes dominent largement parmi les structures fibreuses, les fibres de réticuline étant plus parcimonieusement représentées; il n'existe pas de fibres élastiques au sein de cette capsule. La membrane basale sur laquelle repose l'épithélium a toutes les affinités tinctoriales et caractères histochimiques des fibres collagènes; elle a manifestement des connexions avec la capsule fibreuse. Les cellules conjonctives de la capsule sont représentées avant tout par des fibrocytes; les labrocytes sont très rares. Des expansions parties de la capsule cloisonnent la glande en lobules.

Le canal excréteur est relativement étroit dans sa portion terminale, proche de l'abouchement à la muqueuse buccale; à partir de là, il s'élargit progressivement et forme souvent, dans sa partie intraglandulaire, une sorte de petit réservoir où s'accumule du produit de sécrétion. Des segments de transition, de calibre progressivement réduit, relient ce réservoir aux segments à proprement parler sécréteurs; ces derniers ne subissent une petite diminution de calibre que près de leur extrémité borgne. Une disposition sensiblement différente de celle qui vient d'être décrite n'a été constatée que chez *Storeria occipitomaculata;* de calibre assez uniforme, le conduit excréteur forme un peloton relativement volumineux, intraglandulaire, mais nettement séparé de la partie sécrétrice (fig. 11). L'anatomie microscopique des glandes dentales ne présente aucune différence systématique par rapport à celle des glandes labiales au sens stricte du terme.

La prise en considération des caractères cytologiques et histochimiques des cellules épithéliales qui tapissent la partie à proprement parler sécrétrice, conduit à individualiser trois types morphologiques, correspondant aux cellules muqueuses, muco-séreuses et séro-muqueuses de notre classification (fig. 15 à 20 et 33 à 36). Ces trois types ne sont pas représentés chez toutes les espèces, d'où une certaine variabilité de leur répartition au sein de la glande. Il y a lieu d'insister d'emblée sur le fait que nos données, purement statiques, ne permettent pas de résoudre le problème d'une éventuelle filiation des trois types cellulaires en question.

Les mucocytes classiques sont, suivant les espèces, des cellules prismatiques ou piriformes dont la hauteur, très variable selon les individus et les stades du cycle sécrétoire, est de l'ordre de 20 μ. La morphologie des noyaux correspond à celle des mucocytes des autres Vertébrés; situés au tiers basal du corps cellulaire et sphériques ou ovoïdes lorsque la cellule est pauvre en produit de sécrétion, les noyaux sont repoussés contre la membrane basale et aplatis en galette dans les cellules qui en sont riches; c'est là l'éventualité de loin la plus fréquente. Assez dense dans le premier cas, la chromatine est encore plus condensée dans le second, l'allure générale des noyaux étant proche de la pycnose. Assez difficiles à identifier par les méthodes dites générales, les nucléoles sont petits, sphériques et homogènes. Les zones basales du cytoplasme contiennent, au début du cycle sécrétoire, une petite quantité de ribonucléine; la recherche de ces composés donne des résultats entièrement négatifs dès que la cellule contient une certaine quantité de produit de sécrétion. Ce dernier présente tous les caractères morphologiques habituels des mucines, l'aspect variant, suivant les stades du cycle sécrétoire, les conditions techniques et l'origine spécifique du matériel, depuis l'accumulation de boules de mucine ayant gardé leur individualité jusqu'au réseau lâche ou aux traînées irrégulières correspondant à l'extrusion. Les réactions histochimiques montrent l'abondance, dans ce produit, des mucines encore APS-positives, en d'autres termes incomplètement estérifiées par des radicaux électronégatifs. L'affinité pour le bleu alcian de la méthode de MOWRY est rarement très forte, parfois nulle; avec la méthode de RAVETTO, la coloration en bleu franc est rare, la teinte verte ou jaune dominant le plus souvent. Le produit de sécrétion est dépourvu, dans tous les cas étudiés ici, de protides histochimiquement décelables, d'où l'identification immédiate des mucocytes classiques lors de l'examen des préparations traitées par les réactions correspondantes. Ces particularités histochimiques expliquent la cyanophilie du produit de sécrétion après coloration par les trichromes usuels.

Les cellules muco-séreuses sont toujours prismatiques et plus étroites que les mucocytes classiques, mais de même hauteur. Les noyaux, plus ou moins basaux, sont tantôt ovoïdes ou arrondis, avec une chromatine assez dense, en mottes bien individualisées, les nucléoles étant aussi petits que ceux des mucocytes, tantôt nettement plus condensés, à contours irréguliers, très riches en chromatine et presque pycnotiques, mais ils ne présentent jamais la forme en galette aplatie signalée à propos des cellules muqueuses. Comme ces dernières, les cellules muco-séreuses contiennent, à certains stades du cycle sécrétoire, une petite quantité de ribonucléines; les éléments entièrement dépourvus d'acide ribonucléique sont très rares. Le produit de sécrétion est, dans la grande majorité des cas, moins abondant que celui des mucocytes et occupe uniquement des deux tiers apicaux de la cellule; il arrive, toutefois, qu'il emplisse presque entièrement le corps

Source : MNHN, Paris

cellulaire. Sa forme est celle de grains arrondis, de boules ou de petites mottes qui gardent toujours leur individualité et semblent dépourvus de tendance à la coalescence. La chromaticité du produit de sécrétion est plus forte que celle des grains, flaques ou traînées des mucocytes, l'affinité tinctoriale, dans les conditions techniques des trichromes usuels, allant depuis la cyanophilie franche jusqu'à l'amphophilie, en ce sens que les colorants acides rouge et vert ou bleu prennent à la fois sur les grains de sécrétion. La réactivité à l'APS, plus ou moins forte, est générale; mis à part le cas des Boidae, les mucines responsables de cette réactivité sont moins acides que celles des mucocytes, comme l'attestent le manque d'affinité nette pour le bleu alcian de la méthode de Mowry et la teinte jaune à vert clair prise après coloration par la méthode de Ravetto. Chez tous les Boidae, au contraire, on constate la présence de mucines acides, la réactivité à l'APS étant faible, alors que l'affinité pour le bleu alcian est forte. La particularité histochimique essentielle des cellules muco-séreuses, par rapport aux cellules muqueuses, est la présence, dans le produit de sécrétion, d'une certaine quantité de protides histochimiquement décelables, d'où le résultat plus ou moins nettement positif de la réaction à l'alloxane-Schiff, de la tétrazoréaction de Danielli et des méthodes de mise en évidence des protides sulfhydrilés.

Les cellules séro-muqueuses, érythrophiles, prismatiques et de dimensions comparables à celles des autres éléments, sont pourvues de noyaux sphériques et assez clairs, à nucléoles nets; situées dans le tiers basal des corps cellulaires, elles sont entourées d'une zone cytoplasmique basophile dans des conditions techniques des méthodes dites générales, cette basophilie étant due à une teneur élevée en ribonucléines. La partie apicale des cellules est le plus souvent très riche en un produit de sécrétion fait de granulations égales entre elles et dépourvues de tendance à la coalescence. Fortement érythrophiles après coloration par les trichromes usuels, ces grains sont APS-positifs, les épreuves complémentaires montrant l'absence de mucosubstances acides ainsi que de glycogène. Toutes les réactions des protides utilisées dans ce travail donnent des résultats fortement positifs, l'abondance des protides sulfhydrilés étant particulièrement grande. Il paraît donc plausible de rapporter à des glycoprotéines au sens large du terme la réactivité à l'APS qui vient d'être signalée.

Dans un très petit nombre de cas, certains types cellulaires des glandes labiales qui rentrent certes, du point de vue histochimique, dans l'une des quatre catégories définies ici, représentent, en raison de la faible abondance de l'un des constituants du produit de sécrétion, des situations limites. C'est ainsi qu'il existe, dans les glandes labiales de *Brookesia spectrum*, à côté de cellules muco-séreuses classiques, de nombreux éléments dont le produit de sécrétion, fortement érythrophile et riche en protides histochimiquement décelables, est presque entièrement dépourvu de composés APS-positifs mais contient une très petite quantité d'une mucine peu acide. La deuxième catégorie de cellules muco-séreuses des glandes labiales des *Anolis* présente des caractères histochimiques assez comparables à ceux qui viennent d'être signalés pour *Brookesia*, à ceci près que la mucine est un peu plus abondante, d'où une plus forte réactivité à l'APS et une teinte jaune moins pâle après mise en œuvre de la méthode de Ravetto. Inversement, les cellules séro-muqueuses des glandes labiales supérieures des *Typhlops* tranchent sur les autres représentants de cette catégorie cellulaire par une bien plus faible teneur du produit de sécrétion en protides histochimiquement décelables.

Une situation limite peut, au contraire, être créée du fait de l'abondance toute particulière de l'un des constituants d'un produit muco-séreux ; c'est le cas pour le deuxième type de cellules muco-séreuses de la glande labiale de *Cylindrophis rufus*, particulièrement riche en protides (fig. 18).

La répartition, suivant les espèces examinées, des trois types cellulaires dans les glandes labiales est rappelée dans le tableau IV, où est en outre indiqué la présence ou l'absence de glandes labiales supérieures. En effet, comme nous l'avons signalé au début de ce paragraphe, celles-ci manquent chez la plupart des Sauriens; elles n'existent, à de rares exceptions près, que chez les Iguania et, même dans ce cas, elles sont beaucoup moins développées que chez les Amphisbéniens et les Ophidiens, groupes où leur présence paraît constante.

Un seul type cellulaire, à savoir les mucocytes classiques, forme l'épithélium sécréteur des glandes labiales des Scincidae, Feylinidae et Helodermatidae (fig. 17 et 18), ainsi que des Amphisbéniens; il en est de même chez *Phrynosoma m'calli* parmi les Iguanidae. Les cellules muco-séreuses sont seules présentes dans l'épithélium des glandes labiales de la majorité des autres Sauriens. Toutefois, chez *Cnemidophorus*

Source : MNHN, Paris

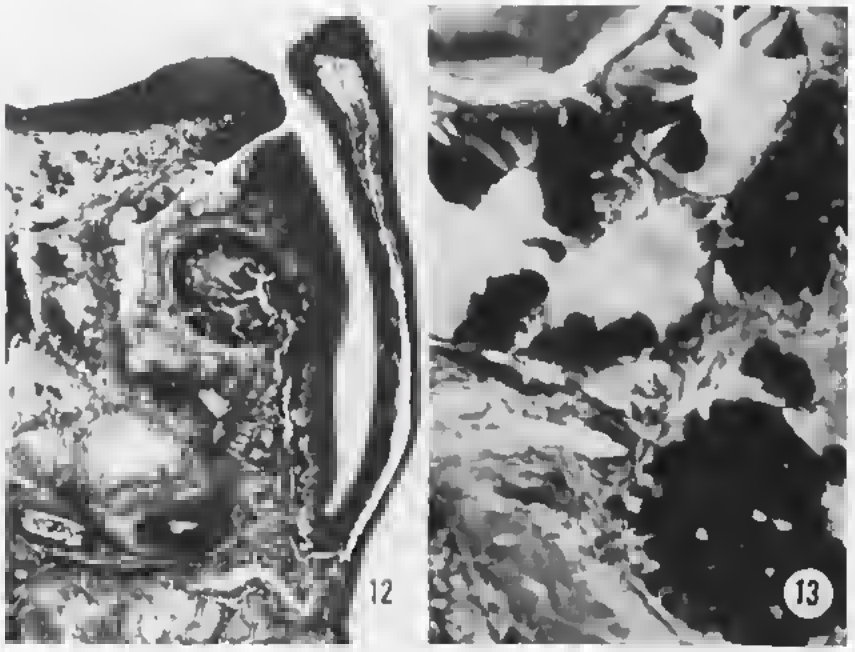


FIG. 12

Détail d'une coupe transversale de la mâchoire inférieure de *Brookesia spectrum* (comparer avec la fig. 7). Trichrome en un temps, grossissement 150 diamètres, écran vert. Remarquer la diversité cellulaire du massif labial ainsi que les canaux excréteurs des glandes labiales *s. str.* (en haut) et dentales (en bas).

FIG. 13

Détail de la même préparation que fig. 7. Grossissement 375 diamètres, écran vert. Remarquer la grande différence de réactivité à l'APS entre les deux types cellulaires.

tigris, quelques mucocytes apparaissent, à l'examen des coupes, dans la partie extra-glandulaire du canal excréteur (fig. 14). Les cellules muqueuses et muco-séreuses coexistent, à deux exceptions près, dans les glandes labiales de tous les Booidea et Colubroidea examinés ici, ainsi que chez *Varanus salvator* (fig. 32). Des cellules séro-muqueuses n'existent, dans les glandes labiales classiques des Sauriens, que chez les Anguidae

FIG. 14

Détail d'une coupe transversale de la mâchoire inférieure de *Cnemidophorus tigris*. Trichrome en un temps, grossissement 150 diamètres, écran vert. Remarquer l'uniformité du parenchyme glandulaire, constitué uniquement de cellules mucoséreuses ainsi que le groupement des mucocytes dans le conduit excréteur.

Source : MNHN, Paris

et les Anniellidae (fig. 52 à 31). Les Amphisbéniens en sont entièrement dépourvus. Parmi les Ophidiens, les Typhlopidae, les Leptotyphlopidae et la majorité des Colubridae sont pourvus de glandes labiales où coexistent des cellules séro-muqueuses et des mucocytes.

Quelques cas particuliers sont à signaler; c'est ainsi que des différences morphologiques assez nettes existent entre l'épithélium des glandes labiales propres d'une part, celui des glandes dentales d'autre part, chez les Iguania dont les deux sous-types de glandes sont nettement différenciés. Il s'agit pourtant, dans tous les cas, de cellules muco-séreuses mais si, chez *Iguana iguana* et les Agamidae, les caractères histochimiques des deux catégories sont très voisins, il n'en est pas de même pour les *Anolis* et pour *Brookesia spectrum*, ainsi que nous l'avons déjà dit.

En ce qui concerne la localisation des types cellulaires au sein des glandes labiales, il convient de noter que les cellules séro-muqueuses occupent toujours le fond des lobules où elles peuvent être seules représentées (fig. 22 à 24 et 33 à 36); elles ne sont disséminées dans toute l'étendue de glandes mixtes, jusqu'à proximité des conduits excréteurs, que chez *Gerrhonotus multicarinatus* (fig. 28). Les cellules muco-séreuses occupent soit la zone moyenne des glandes, soit, lorsque les cellules érythrophiles font défaut, le fond des lobules. Enfin, les mucocytes siègent dans la zone proche des conduits excréteurs et tapissent ces derniers. Une tendance à l'alternance régulière des cellules muqueuses et muco-séreuses existe cependant chez les Viperidae et chez les Boidae; elle est particulièrement marquée chez *Eryx johni* et *Calabaria reinhardti* (fig. 15 et 16). Chez les espèces pourvues de plusieurs rangées parallèles de glandes labiales, c'est-à-dire la majorité des Iguania et *Varanus salvator*, les cellules les plus riches en protides occupent toujours, en tout ou en partie, la ou les rangées externes.

Fig. 15

Détail d'une glande labiale inférieure d'*Eryx johni*. Méthode de Mowry au bleu alcian-APS, grossissement 375 diamètres, écran vert. Remarquer la forte réactivité à l'APS des mucocytes (en noir sur le cliché), les cellules muco-séreuses, colorées par le bleu alcian, apparaissant en négatif.

Fig. 16

Coupe voisine de la précédente, colorée par la méthode de Ravetto. Même grossissement que fig. 15, écran orange. Remarquer la forte affinité pour le bleu alcian des cellules muco-séreuses, dont la mucine est très acide (en noir sur le cliché); les mucocytes, dont la mucine est peu acide, apparaissent en négatif.

Fig. 17

Détail d'une coupe de la glande labiale inférieure de *Cylindrophis rufus*. Trichrome en un temps, grossissement 150 diamètres, écran vert. Remarquer le groupement des mucocytes (surtout partie gauche de la figure) et des cellules muco-séreuses (partie droite de la figure).

Fig. 18

Détail d'une coupe voisine de la précédente. Tétrazoréaction de Danielli, grossissement 375 diamètres, écran vert. Remarquer la réactivité du produit de sécrétion des cellules muco-séreuses (partie droite de la figure).

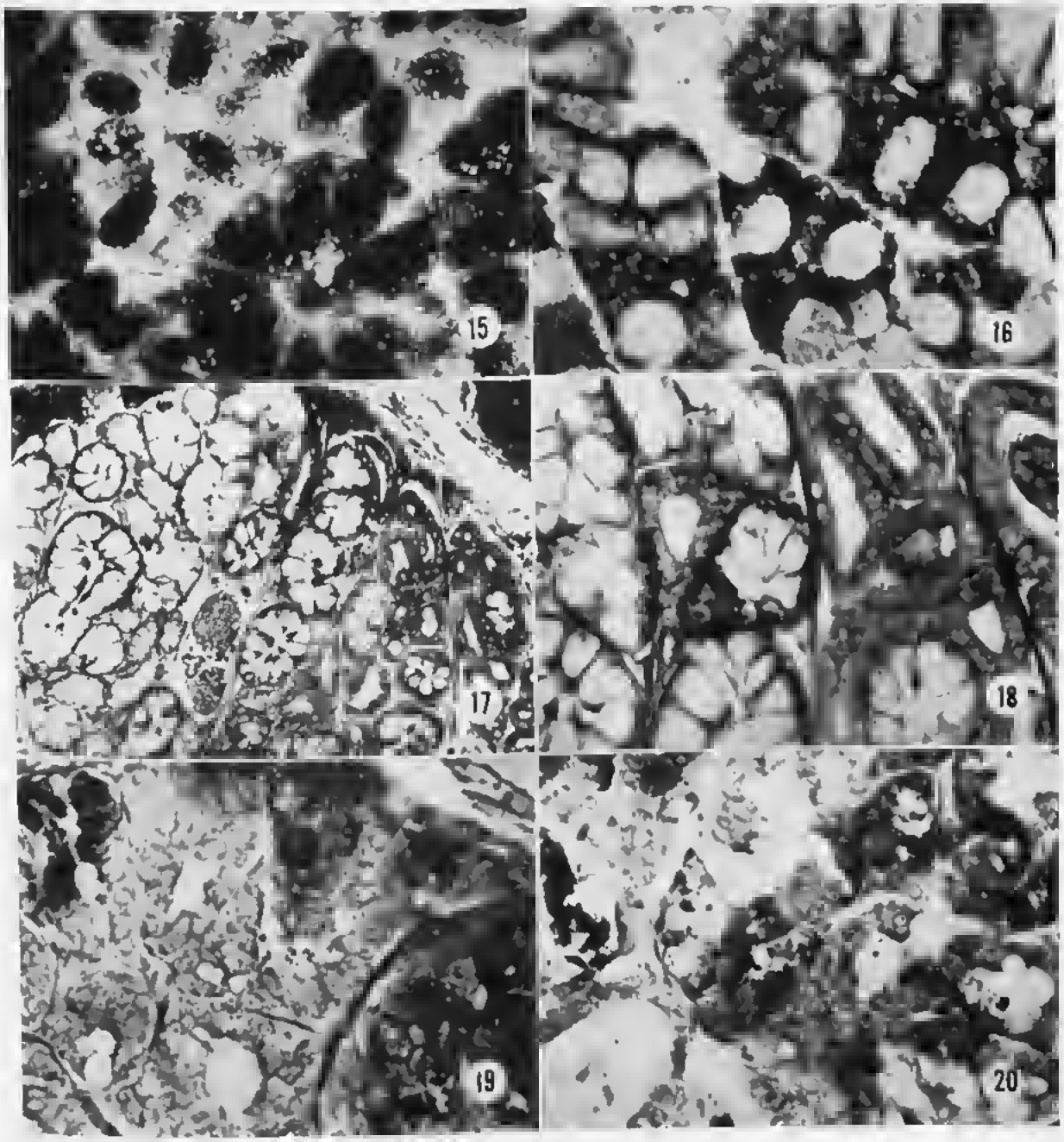
Fig. 19

Détail d'une coupe de la glande labiale inférieure d'*Enhydris enhydris*. Tétrazoréaction de Danielli, grossissement 375 diamètres, écran vert. Remarquer la très forte réactivité des cellules séro-muqueuses, l'abondance des cellules muco-séreuses et la grande rareté des mucocytes.

Fig. 20

Détail d'une coupe de la même série, plus proche de l'extrémité rostrale de la glande; trichrome en un temps, même grossissement et même écran que fig. 19. Remarquer l'abondance plus grande des mucocytes (en clair sur la figure). Les cellules séro-muqueuses apparaissent en noir, les cellules muco-séreuses en gris.

Source : MNHN, Paris



8 564028 6

Source : MNHN, Paris

La coexistence, dans les glandes labiales, de mucocytes et de cellules érythrophiles, les éléments muco-séreux faisant défaut, n'est à signaler, parmi les espèces examinées ici, que pour les Typhlopidae et Leptotyphlopidae d'une part, trois Colubridae d'autre part, la localisation des deux types cellulaires étant très différente selon les cas. Les cellules séro-muqueuses et les mucocytes des glandes labiales de *Typhlops punctatus* et *Typhlops braminus* sont groupées dans des lobules différents, une même coupe pouvant montrer, côte à côte, des lobules des deux types (fig. 4). La part des lobules muqueux à la constitution des glandes labiales de la mâchoire supérieure est plus importante dans les parties antérieures et postérieures des massifs que dans la partie moyenne, où les lobules séro-muqueux et muqueux sont en nombre sensiblement égal. Les glandes labiales inférieures sont purement muqueuses. Chez *Leptotyphlops dulcis* il n'existe qu'un lobule séro-muqueux, situé dans la région temporo-mandibulaire (fig. 21). Parmi les Colubroidea étudiés ici, seuls *Oligodon taeniatus*, *Dispholidus typus* et *Dasypeltis scaber* présentent des glandes labiales composées exclusivement de cellules muqueuses et séro-muqueuses, ces dernières occupant, comme d'habitude, les parties profondes des lobules (fig. 22 à 24, 63 et 66).

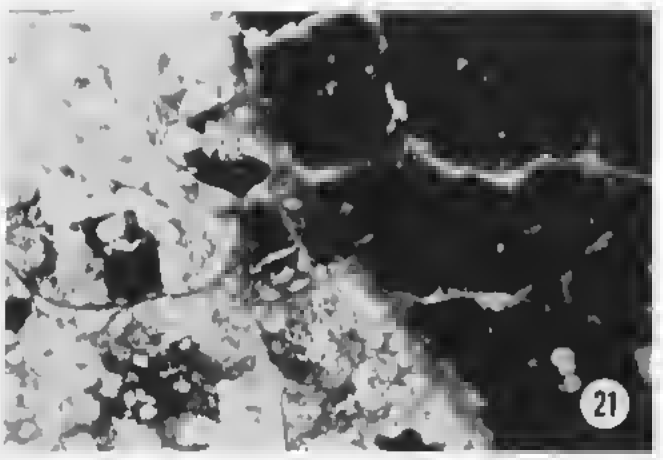


FIG. 21

Détail d'une coupe de la partie toute postérieure du massif labial inférieur de *Leptotyphlops dulcis*. Réaction à l'APS-hématoxyline picro-indigocarmin, grossissement 375 diamètres, écran vert. Remarquer la forte réactivité des lobules muqueux (à droite) et la réactivité modérée des lobules séro-muqueux.

Dans les glandes correspondant aux deux tiers antérieurs du massif labial inférieur des Anguidae et Anniellidae, les cellules érythrophiles coexistent avec des éléments muco-séreux. Leur répartition et leur abondance varient suivant les espèces. Concentrés dans le fond des tubes glandulaires chez *Ophisaurus*

Source : MNHN, Paris

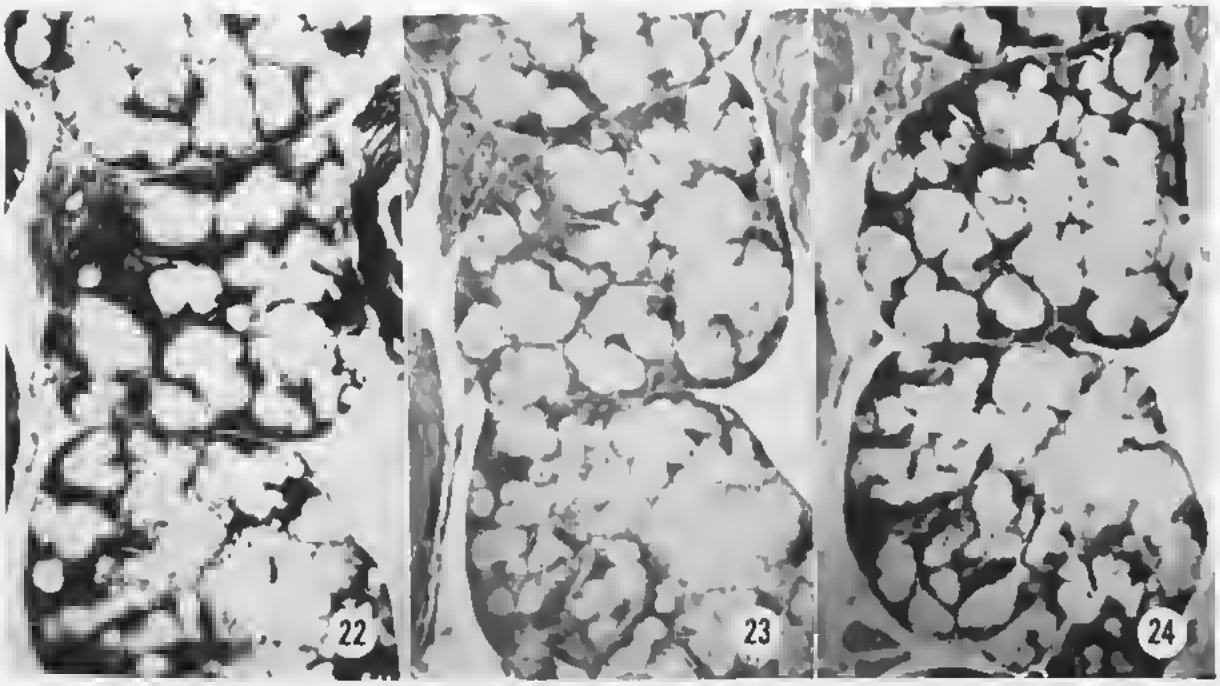


FIG. 22 à 24

Glandes labiales inférieures d'*Oligodon taeniatus*. Trichrome en un temps (22), tétrazoréaction de Danielli (23), réaction au DDD (24). Grossissement 150 diamètres, écran vert. Remarquer l'emplacement et la forte réactivité des cellules séro-muqueuses (en noir), l'absence de cellules muco-séreuses et l'abondance des mucocytes, cyanophiles et non réactifs.

koellikeri, les cellules séro-muqueuses en occupent à peu près le tiers postérieur chez *Anniella pulchra* (fig. 29), la moitié postérieure chez *Anguis fragilis*. Chez *Gerrhonotus multicarinatus*, les cellules érythrophiles sont fréquemment dispersées, en petit nombre, dans toute l'étendue de l'épithélium glandulaire, y compris parfois dans la partie intra-glandulaire du canal excréteur. L'intérêt de ces particularités histologiques est discuté à propos de la glande à venin des Helodermatidae.

Les cellules muqueuses et muco-séreuses coexistent dans les glandes labiales de la plupart des Ophidiens et il y a lieu de se demander dans quelle mesure certaines descriptions de cellules « séreuses » données par PHISALIX (1922) ne correspondent pas, en réalité, aux cellules muco-séreuses de notre classification. Chez les Boidae, ces deux types cellulaires dont les particularités morphologiques ont déjà été signalées, sont en nombre à peu près égal et mélangées dans toutes les régions de la glande, la concentration des mucocytes dans les zones proches des conduits excréteurs et dans ceux-ci, celle des cellules muco-séreuses dans le fond des tubes, étant plus ou moins marquées suivant les cas. Les espèces pourvues d'une vraie glande à venin montrent, dans les glandes labiales, ces deux types de cellules dont la morphologie diffère de celle qui a été décrite chez les Boidae, mais dont la répartition et l'abondance relative ne présente aucune particularité par rapport à ceux-ci. Parmi les Colubridae dont les glandes labiales sont dépourvues de cellules érythrophiles, *Boaedon fuliginosus* et *Coronella austriaca* présentent une nette prédominance des mucocytes, les cellules muco-séreuses étant cantonnées au fond des tubes; chez *Acrochordus javanicus*, au contraire, les mucocytes sont localisés presque exclusivement au canal excréteur, la majeure partie du parenchyme étant constitué de cellules muco-séreuses. Les glandes labiales *sensu stricto* de *Varanus salvator* sont constituées en majeure partie de cellules muco-séreuses, avec quelques mucocytes irrégulièrement répartis; les glandes dentales sont, au contraire, purement muqueuses (fig. 32).

La coexistence de trois types cellulaires dans les glandes labiales appartient en propre à certains Colubridae. Chez *Natrix maura*, *Natrix natrix* et *Enhydris enhydris*, les cellules érythrophiles qui représentent environ le tiers du total des cellules épithéliales, siègent au fond de nombreux lobules; les cellules muco-

Source : MNHN, Paris

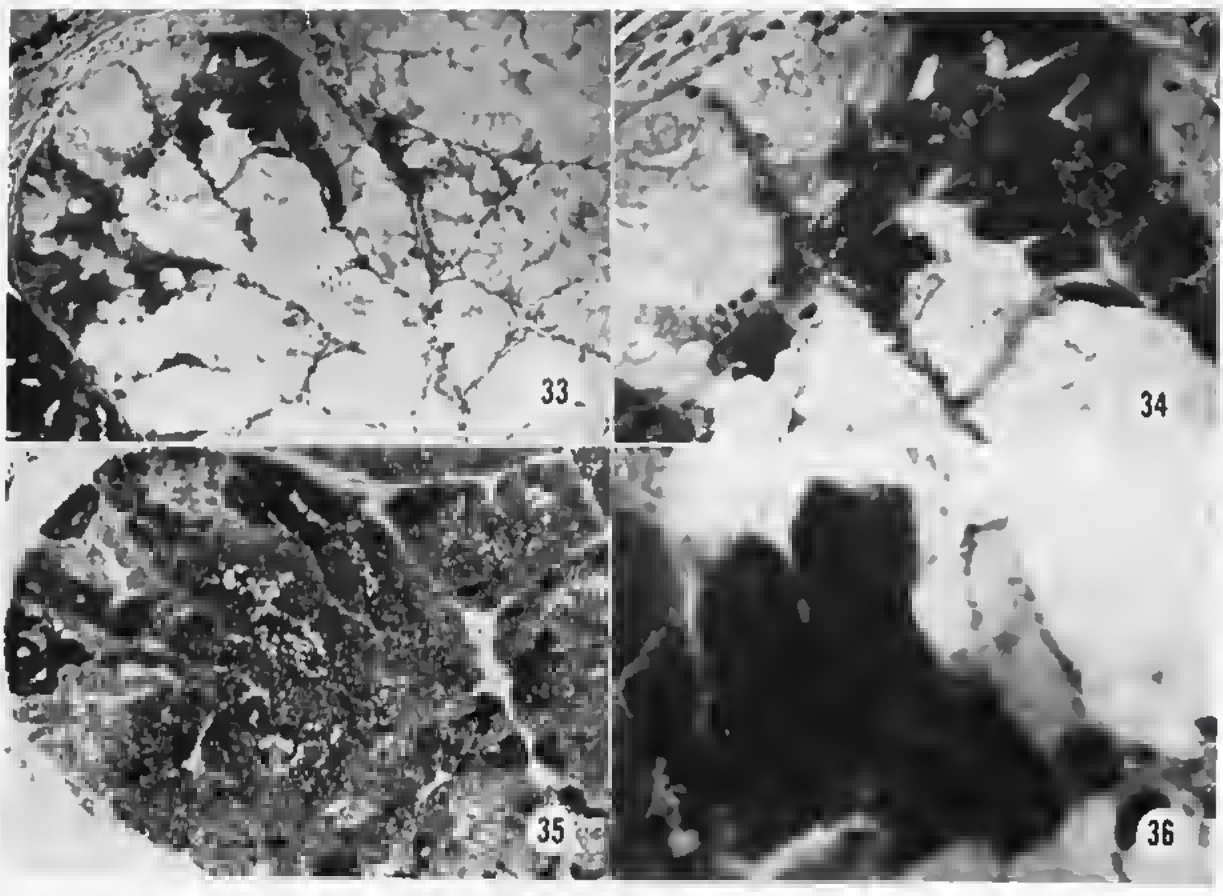


FIG. 33 à 36

Glandes labiales de *Natrix maura*. Trichrome en un temps (33, 34, 36), méthode de Mowry au bleu alcian APS (35). Grossissements 150 (33 et 35), 375 (34) et 1500 (36) diamètres; écran vert. Remarquer les trois types cellulaires, les cellules séro-muqueuses, érythrophiles et APS-positives apparaissant en noir au trichrome en un temps, en gris clair à la méthode de Mowry; les cellules muco-séreuses, fortement cyanophiles et très fortement APS-positives apparaissent en gris foncé sur les figures 33, 34 et 36, en noir sur la figure 35. Les mucocytes sont faiblement cyanophiles (en gris clair sur les fig. 33, 34 et 36) et prennent le bleu alcian de la méthode de Mowry (fig. 35).

FIG. 25 à 27

Détail des glandes labiales inférieures d'*Anguis fragilis*. Réaction à l'alloxane-Schiff (25), réaction au DDD (26), tétrazoréaction de Danielli (27). Grossissement 375 diamètres, écran vert. Remarquer la forte réactivité des cellules séro-muqueuses.

FIG. 28

Détail d'une coupe des glandes labiales inférieures de *Gerrhonotus multicarinatus*. Trichrome en un temps, grossissement 150 diamètres, écran vert. Remarquer la forte érythrophilie des cellules séro-muqueuses, non groupées chez cette espèce.

FIG. 29

Vue d'ensemble des glandes labiales inférieures d'*Anniella pulchra*. Réaction à l'alloxane-Schiff, grossissement 100 diamètres, écran vert. Remarquer la forte réactivité des cellules séro-muqueuses groupées en lobules.

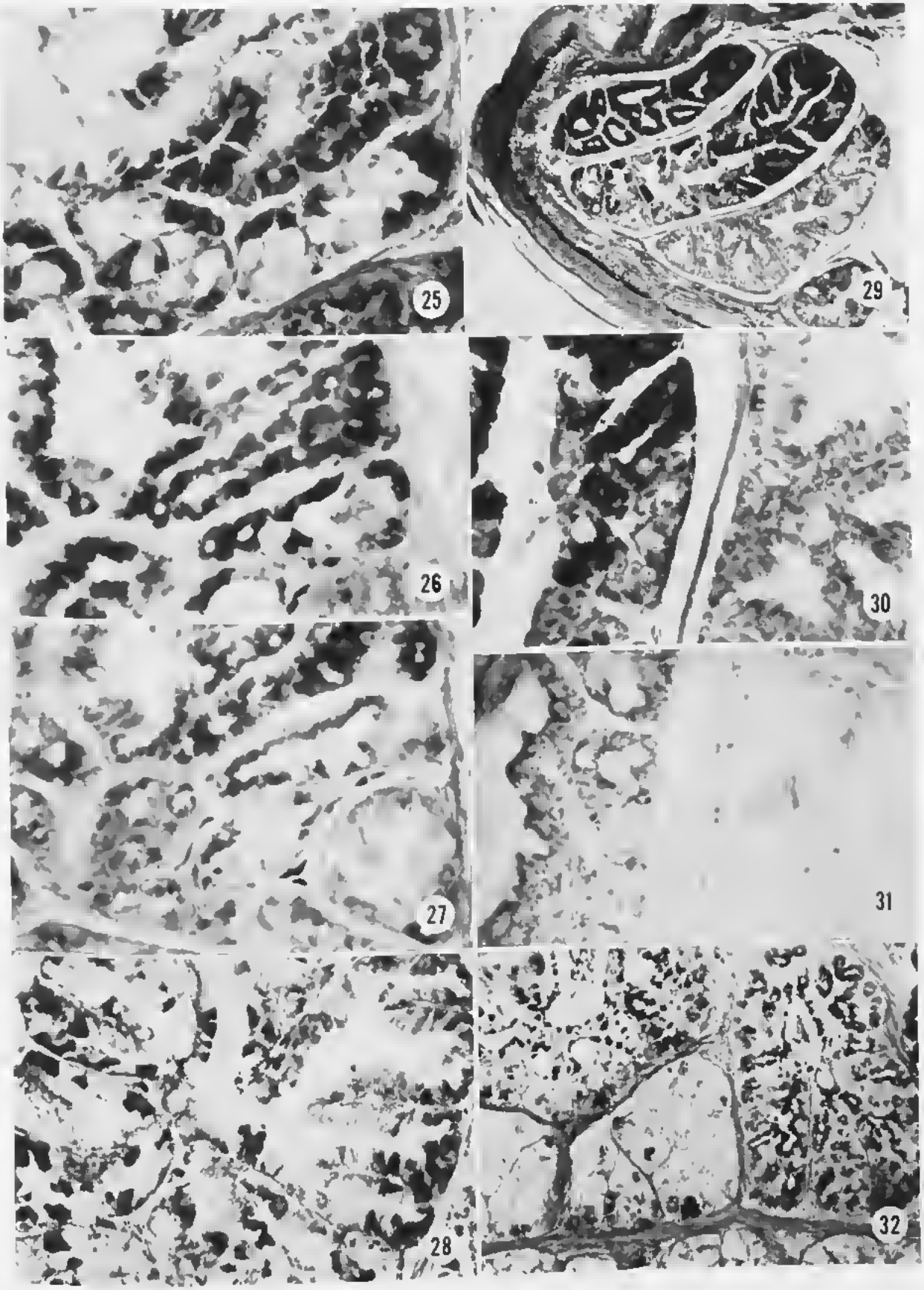
FIG. 30 et 31

Détails du même objet; réaction à l'alloxane-Schiff (30), coloration au bleu de toluidine (31). Grossissement 375 diamètres, écran vert (30) et orange (31). Remarquer la forte réactivité à l'alloxane-Schiff et la basophilie des cellules séro-muqueuses (à gauche), les cellules muco-séreuses se trouvant à droite.

FIG. 32

Glandes labiales inférieures de *Varanus salvator*. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 100 diamètres, écran vert. Remarquer les différences entre glandes labiales *s. str.* et dentales. La glande séro-muqueuse apparaît dans la partie toute inférieure du cliché.

Source : MNHN, Paris



8 564028 6

Source : MNHN, Paris

séreuses, nettement moins nombreuses, occupent soit le fond de lobules, soit la partie intermédiaire entre le fond et les zones proches du canal excréteur, ces dernières étant le siège d'élection des mucocytes qui font environ la moitié de la population cellulaire (fig. 19 et 20, 33 à 36). Les cellules érythrophiles de *Storeria occipitomaculata* sont soit localisées au fond des tubes, soit éparpillées parmi les nombreux éléments muco-séreux formant le revêtement épithélial des tubes sécréteurs, tandis que les mucocytes sont strictement localisés à la partie pelotonnée, particulièrement longue, du conduit excréteur.

Les glandes labiales de *Cylindrophis rufus* sont apparemment constituées de trois catégories cellulaires dont le pourcentage et la localisation sont analogues à ceux qui ont été décrits chez *Natrix;* ce sont des mucocytes, des cellules muco-séreuses conformes au type habituel des Serpents et des éléments érythrophiles qui présentent tous les caractères morphologiques des cellules séro-muqueuses et sont très riches en protides (fig. 17 et 18). Toutefois, ces derniers éléments contiennent, en outre, une petite quantité d'une mucine peu acide et ils doivent donc, d'après notre classification, être considérés comme muco-séreux. *Cylindrophis rufus* posséderait ainsi, dans ses glandes labiales, deux types de cellules muco-séreuses, très différents l'un de l'autre. Il en est de même, rappelons-le, pour certains Iguania et en particulier pour *Anolis.*

TABLEAU IV

Caractères et répartition des différents types cellulaires dans les glandes labiales classiques et dans les glandes labiales spécialisées des Squamata

		Glandes labiales classiques					Glandes labiales spécialisées	
		LS	Dent.	Cellules muqueuses	Cellules muco-séreuses	Cellules séro-muqueuses	Cellules séro-muqueuses	Autres cellules
Hoplodactylus					M (*j-b*) S (+)			
Tarentola					M (*j*) S (+)			
Delma					M (*j*) S (+)			
Lialis					M (*j*) S (+)			
Xantusia					M (*j*) S (+)			
Anolis	L	+			M (*j*) S (+++)			
					M (*v*) S (+)			
	D				M (*b*) S (+)			
Iguana		+	+		M (*v*) S (++)			
Uta		+	+		M (*v*) S (++)			
Phrynosoma				M (*j*)				
Amphibolurus	L		+		M (*v*) S (∓)			
	D				M (*j*) S (∓)			
Physignatus	L		+		M (*v*) S (∓)			
	D				M (*j*) S (∓)			
Brookesia	L		+		M (*j*) S (+++)			
					M (*j*) S (+)			
	D				M (*j*) S (+)			
Lacerta					M (*j*) S (+)			
Cordylus					M (*b*) S (±)			
Gerrhosaurus					M (*v-b*) S (±)			
Cnemidophorus				M (*b*)	M (*v*) S (++)			
Egernia				M (*v*)				
Leiolopisma				M (*j*)				
Lygosoma				M (*b*)				
Feylinia				M (*j*)				
Anguis					M (*v-b*) S (∓)	S(+++) M(+++)		
Gerrhonotus					M (*v*) S (+)	S(+++) M(++)		
Ophisaurus					M (*j*) S (+)	S(+++) M (++)		
Anniella					M (*b*) S (∓)	S(+++)M(+++)		
Heloderma			+		M (*b*) S (+)		S(+++) M(+++)	M (*b*) S (+)
Varanus	L	+			M (*b*) S (+)		S(+++) M(+++)	M (*b*)
	D			M (*v*)				

Source : MNHN, Paris

	Glandes labiales classiques					Glandes labiales spécialisées	
	LS	Dent.	Cellules muqueuses	Cellules muco-séreuses	Cellules séro-muqueuses	Cellules séro-muqueuses	Autres cellules
Blanus	+		M (*j-b*)				
Trogonophis	+		M (*b*)				
Typhlops	+		M (*j-v*)		S (+) M (++)		
Leptotyphlops	+		M (*v*)		S (+) M (++)		
Eryx	+		M (*j*)	M (*v*) S (∓)			
Lichanura	+		M (*j*)	M (*b*) S (∓)			
Calabaria	+		M (*j*)	M (*b*) S (±)			
Morelia	+		M (*j*)	M (*b*) S (±)			
Cylindrophis	+		M (*b*)	M (*j*) S (++)			
				M (*v*) S (∓)			
Xenopeltis	+		M (*b*)	M (*j*) S (+)			
Acrochordus	+		M (*v*)	M (*j*) S (∓)			
Coronella	+		M (*j*)	M (*b*) S (∓)		S(+++) M (++)	M (*j*)
Natrix	+		M (*j*)	M (*v*) S (∓)	S(+++) M (+)	S(+++) M (+)	M (*j*)
Storeria	+		M (*j*)	M (*j-v*) S (+)	S (+++) M (±)		
Boaedon	+		M (*j*)	M (*b*) S (+)			
Oligodon	+		M (*j*)		S (++) M (+)	S(++) M (+)	
Dasypeltis	+		M (*j*)		S(++) M (+++)	S(+++) M(+++)	
Enhydris	+		M (*j*)	M (*v*) S (+)	S(++) M (+)	S(+++) M (++)	
Dispholidus	+		M (*j*)		S(+++) M(+++)	S(+++) M(+++)	M (*j*)
Denisonia	+		M (*b*)	M (*j*) S (±)		S(+++) M (+)	M (*b*)
Microcephalophis	+		M (*v*)	M (*j*) S (+)		S(+++) M (+)	M (*j*)
Laticauda	+		M (*j*)	M (*j*) S (+)		S(++) M (+)	M (*j*)
Atractaspis	+		M (*j*)	M (*j*) S (+)		S(+++) M (+)	M (*j*)
Vipera	+		M (*b*)	M (*j*) S (+)		S(+++) M (++)	M (*j*)
Crotalus	+		M (*j*)	M (*j-b*) S (+)		S(++) M (++)	M (*j*)

LS = Présence de glandes labiales supérieures.

Dent = Présence de glandes dentales non spécialisées.

M = Mucocytes ou cellules muqueuses. Éléments dont le produit de sécrétion contient des muco-substances acides, les réactions des protides étant négatives. La lettre ( ) signale la teinte du produit de sécrétion après coloration par la méthode de Ravetto, donc le degré d'acidité des mucines. b = bleu (pH égal ou inférieur à 1); v = vert (pH compris entre 1 et 2,5); j = jaune (pH égal ou supérieur à 2,5).

M S = Cellules muco-séreuses dont le produit de sécrétion contient à la fois des muco-substances acides et des protides histochimiquement décelables. La lettre placée après le M a la même signification que pour les cellules muqueuses, les + placés après le S indiquent l'abondance des protides.

S M = Cellules séro-muqueuses dont le produit de sécrétion, riche en protides histochimiquement décelables, contient des glucides APS-positifs autres que les muco-substances acides. Les + placés après le S indiquent l'abondance des protides, les + placés après le M l'intensité de la réaction à l'APS.

B. *Glandes labiales individualisées par certains auteurs.*

1. Glande temporale antérieure.

Phisalix (1922) a découvert, chez divers Boidae, Anilidae et Uropeltidae, une glande « temporale antérieure » dont elle donne la description suivante : « sa masse piriforme, à grosse extrémité postérieure, est logée dans une dépression du muscle temporal antérieur, sous l'aponévrose de ce muscle; l'extrémité antérieure amincie s'avance obliquement jusque vers l'extrémité postérieure du maxillaire. En haut, elle

Source : MNHN, Paris

atteint ou recouvre l'extrémité postérieure de la glande lacrymale ». La mention de cette glande dans la mise au point de Fahrenholz (1937) repose uniquement sur les données de Phisalix. Plus récemment, Smith et Bellair (1944) confirment la présence de cette glande chez deux Booidea et la retrouvent chez plusieurs Colubridae des genres *Coluber*, *Ptyas*, *Lythorhynchus* et *Elaphe*. Des coupes sériées montrent à ces auteurs que le long canal excréteur de cette glande débouche, chez *Cylindrophis rufus*, dans la commissure labiale, alors que la même glande possède, chez *Coluber fasciolatus*, plusieurs canaux excréteurs se rendant également à la commissure des lèvres.

La partie postérieure du massif labial supérieur n'a pas été examinée chez toutes les espèces. Une formation correspondant à la glande temporale antérieure a été trouvée chez *Eryx johni*, *Calabaria reinhardti*, *Cylindrophis rufus*, *Coronella austriaca* et *Oligodon taeniatus*. Nous pouvons, par ailleurs, affirmer son absence chez *Xenopeltis unicolor*, *Storeria occipitomaculata*, *Enhydris enhydris*, *Laticauda colubrina*, *Microcephalophis gracilis*, *Vipera aspis* et *Crotalus atrox*.

La glande temporale antérieure de *Cylindrophis rufus* et de *Eryx johni* se présente sous la forme d'une masse ovoïde (fig. 37 à 39), légèrement allongée à son extrémité postérieure d'où part le canal excréteur.

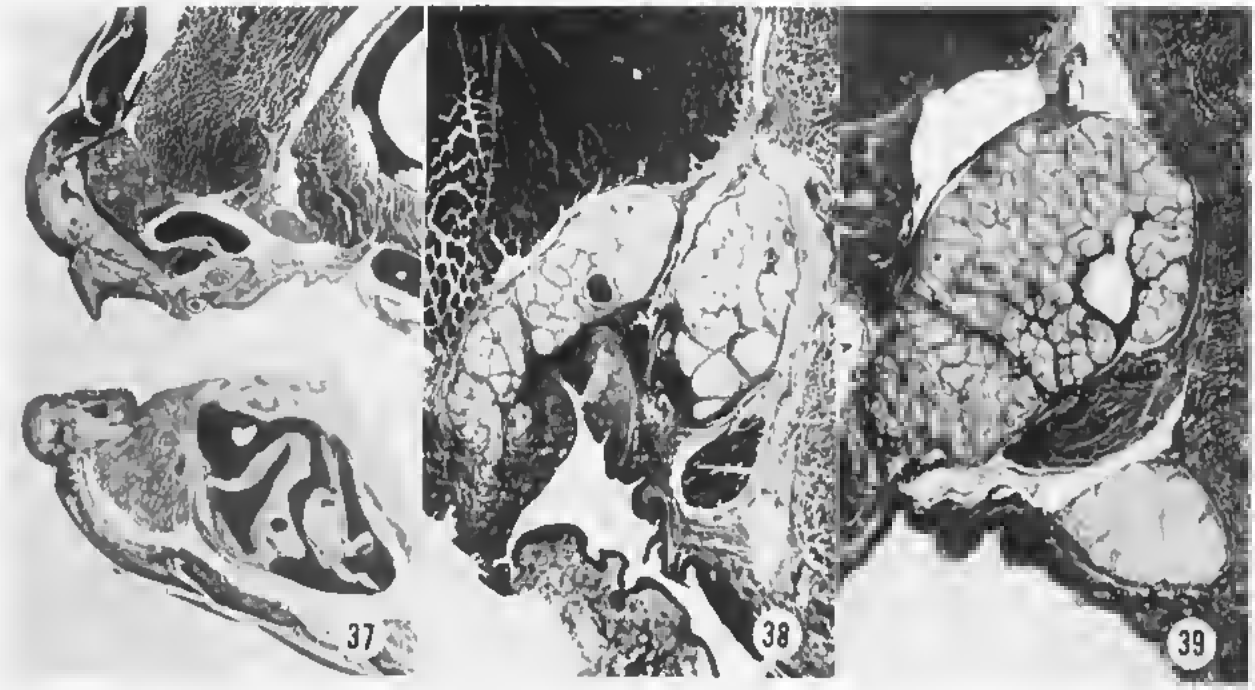


Fig. 37 à 39

Glandes temporales antérieures des Booidea. Fig 37. Détail d'une coupe transversale de la tête de *Cylindrophis rufus*. Trichrome en un temps, grossissement 24 diamètres, écran vert. La flèche indique la glande temporale antérieure, séparée des glandes labiales supérieures par un rideau musculo-conjonctif. Fig 38 et 39. Glande temporale d'*Eryx johni*. Grossissement 100 diamètres, écran vert. Remarquer les lobules accessoires de la glande et le conduit excréteur (fig. 38) ainsi que son corps principal (fig. 39).

Celui-ci s'incurve en direction ventro-externe et débouche à la commissure des lèvres, en arrière et à proximité de l'orifice excréteur de la dernière glande labiale proprement dite. Chez *Eryx johni* il existe, contre la face interne de la partie postérieure de la glande temporale principale, une petite glande apparemment identique (fig. 38), dont le canal excréteur débouche à la commissure des lèvres, un peu en arrière et au-dessous du précédent. La glande temporale antérieure de *Calabaria reinhardti*, de petite taille, n'a pas été examinée dans des conditions permettant de préciser exactement ses rapports anatomiques; toutefois, elle s'enfonce en profondeur jusqu'au contact de la glande de Harder. *Oligodon taeniatus* possède une petite glande temporale antérieure dont l'orifice débouche au même niveau transversal que la dernière glande labiale classique, mais en position interne et ventrale par rapport à celle-ci. Chez *Coronella austriaca*, trois

Source : MNHN, Paris

petites glandes, accolées les unes aux autres au-dessus des deux dernières labiales classiques, représentent apparemment une ébauche de glande temporale. Leurs canaux excréteurs débouchent à proximité les uns des autres, en position ventro-interne par rapport à ceux des labiales. Du point de vue anatomique, cette situation rappelle singulièrement celle qui est illustrée par la fig. 42.

Chez toutes ces espèces, un rideau de tissus conjonctif et de fibres musculaires, ainsi qu'un volumineux tendon, séparent les parties moyennes et profondes de la glande temporale antérieure des glandes labiales supérieures voisines (fig. 37 et 39). Dans la région angulo-maxillaire, la glande temporale arrive souvent au voisinage des glandes labiales inférieures, mais sans qu'il y ait de contact direct.

L'examen histologique de la glande temporale antérieure fait apparaître une grande similitude avec les glandes labiales classiques. Dans le cadre de chaque espèce, la morphologie générale est identique; il n'existe aucun type cellulaire appartenant en propre à la glande temporale antérieure et seule une répartition moins régulière des mucocytes et des cellules muco-séreuses est à signaler dans le cas de *Eryx johni*.

L'individualisation de la glande temporale antérieure repose, somme toute, sur des arguments d'ordre anatomique. L'interposition, entre le corps de cette glande et les massifs labiaux, d'un rideau conjonctif et d'un volumineux tendon est à signaler de ce point de vue. En outre, le ou les orifices excréteurs sont généralement situés dans un plan médial par rapport à celui des orifices excréteurs des glandes labiales supérieures, cette différence d'emplacement étant particulièrement nette chez *Oligodon taeniatus*. En raison des similitudes de structure évoquées ci-dessus, l'étude du développement embryonnaire serait très opportune.

2. Glande postérieure.

Décrites pour la première fois dans un texte très récent (Kochva, 1962), ces glandes sont connues chez des Viperidae et des Colubridae. Elles dérivent, d'après leur découvreur, d'ébauches postérieures par rapport à l'extrémité aborale des glandes labiales supérieures. Le caractère polystomatique est signalé dans la description *princeps*, de même que la nature « sérense » du produit de sécrétion qui se déverse dans la cavité buccale, à la commissure labiale.

L'examen des coupes transversales de la tête de *Vipera aspis* montre, dans les plus aborales parmi les glandes labiales supérieures, des lobules qui tranchent sur le reste du massif en raison des caractères particuliers du revêtement épithélial (fig. 40 et 41). Les types cellulaires habituels y font entièrement défaut; à leur place, on rencontre des éléments prismatiques, mesurant en moyenne 15 µ de haut, pourvus de noyaux centraux, sphériques et clairs. Le cytoplasme de ces cellules ne contient aucune accumulation particulière de protides histochimiquement décelables et le produit de sécrétion est représenté, chez les trois individus étudiés en vue de ce travail, par une très petite quantité d'une mucine suffisamment acide pour se colorer en bleu dans les conditions techniques de la méthode de Ravetto. Ce produit de sécrétion est localisé en bordure des apex cellulaires.

Chez *Crotalus atrox*, les trois dernières glandes du massif labial supérieur paraissent situées côte à côte et leurs canaux excréteurs sont sur le même plan transversal (fig. 42). Ces glandes sont principalement constituées, à côté de quelques mucocytes, de hautes cellules prismatiques, à noyaux plus ou moins basaux, sphériques et clairs. Le produit de sécrétion est presque toujours absent mais, dans quelques cas, il existe à l'apex des cellules une mince bande APS-positive qui se colore en bleu à la méthode de Ravetto et donne modérément les réactions des protides. L'impression générale est qu'il s'agit des cellules muco-séreuses, abondantes dans le reste du massif labial, qui se trouvent hypertrophiées et dégranulées dans les dernières glandes. On trouve d'ailleurs, dans les glandes labiales voisines, toutes les formes de passage. Un phénomène analogue, mais moins accusé, existe dans la partie toute postérieure du massif labial inférieur.

Nous n'avons trouvé de glandes « postérieures » chez aucun autre Serpent mais, ainsi que nous l'avons signalé au paragraphe précédent, la partie toute postérieure du massif labial supérieur n'a pas été examinée chez toutes les espèces.

Source : MNHN, Paris

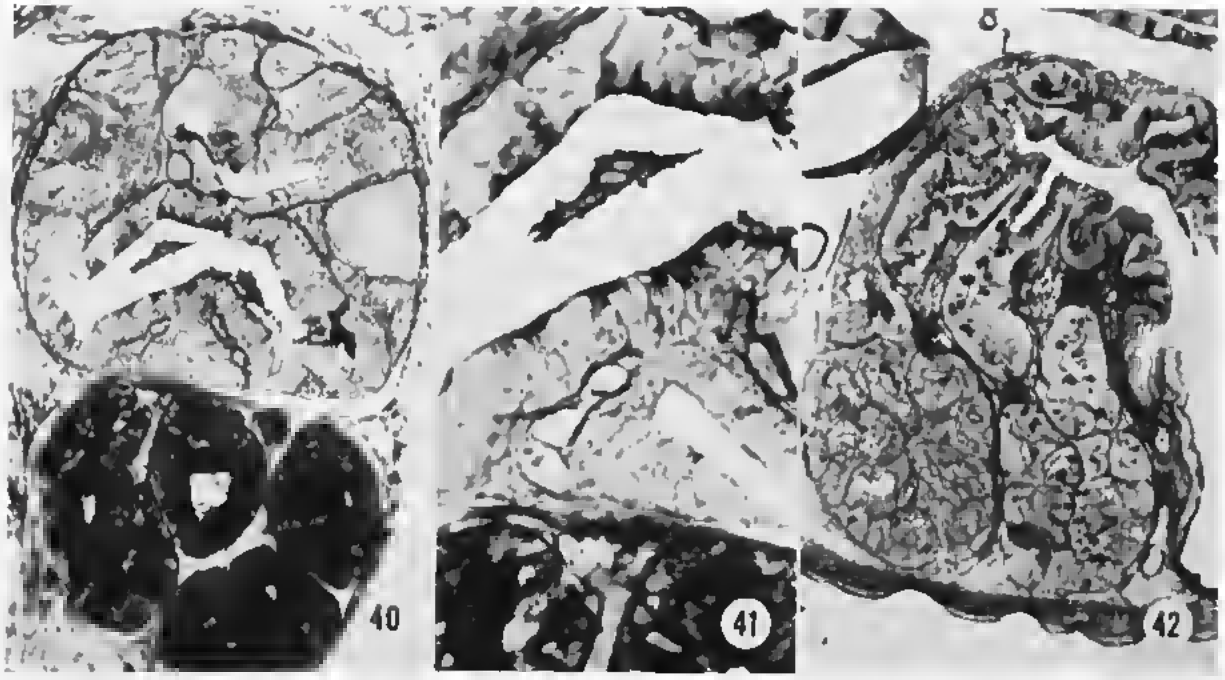


FIG. 40 et 41

Glande postérieure de *Vipera aspis*. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissements 150 (40) et 375 (41) diamètres, écran vert. Remarquer les différences de réactivité par rapport aux lobules postérieurs des glandes labiales supérieures (partie inférieure du cliché).

FIG. 42

Glande postérieure de *Crotalus atrox*. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 100 diamètres, écran vert. Remarquer les mucocytes fréquents surtout dans le conduit excréteur et la faible réactivité du produit de sécrétion de la glande.

L'assimilation des structures qui viennent d'être décrites à la glande « postérieure » de KOCHVA est réservée aux travaux futurs. Une différenciation histologique, au moins fonctionnelle, est indiscutable dans les dernières glandes du massif labial supérieur, ou dans certains lobes seulement. Toutefois, faute d'un matériel plus abondant et en raison du caractère statique de nos données, une discussion plus approfondie semble prématurée.

3. GLANDE TEMPORO-MANDIBULAIRE DES TYPHLOPIDAE.

Individualisée par PHISALIX (1922) chez *Typhlops punctatus*, la glande temporo-mandibulaire est appliquée sur la face superficielle du muscle temporal antérieur et parvient au contact des glandes labiales inférieures d'une part, de la glande de Harder d'autre part. FAHRENHOLZ (1937) considère cette formation comme étant intermédiaire entre la glande temporale antérieure et la glande de Duvernoy (parotide), mais ne fournit aucune précision d'ordre histologique. SMITH et BELLAIR font remarquer, à juste titre, que la glande temporo-mandibulaire représente en réalité la partie postérieure, élargie, du massif labial inférieur; cette interprétation leur est suggérée par l'étude de *Typhlops diardi*. L'examen de *Liotyphlops albifrons* apporte une confirmation péremptoire de cette manière de voir (HAAS, 1964) et nos propres données obtenues sur *Typhlops punctatus* et *Typhlops braminus* vont dans le même sens.

Les constatations à proprement parler histologiques confirment celles de l'anatomie. En effet, il n'existe aucune vraie différence entre la structure de la glande « temporo-mandibulaire » et celle des glandes labiales inférieures classiques. Tous les éléments de la description donnée pour ces dernières sont donc valables pour la glande « temporo-mandibulaire » dont le maintien en tant qu'entité anatomique ne se justifie en rien.

Source : MNHN, Paris

C. *Glandes labiales spécialisées.*

La tendance à l'individualisation, en organes spécialisés, de certaines glandes labiales des Lépidosauriens existe aussi bien dans le territoire maxillaire supérieur que dans le territoire maxillaire inférieur. Il est classique d'admettre avec WOERDEMANN (1921) et FAHRENHOLZ (1937), que toutes ces glandes spécialisées sont dentales. Certaines d'entre elles sont connues de longue date et ont fait l'objet de publications récentes; il en est ainsi de la glande de Duvernoy (parotide) des Colubridae, ainsi que de la glande à venin des Ophidiens protéroglyphes et solénoglyphes. Un autre organe de ce groupe, la glande à venin des Helodermatidae, est connu depuis la fin du XIX^e^ siècle mais ne semble pas avoir fait l'objet d'études histologiques récentes. Nous sommes en mesure d'ajouter à cette liste une glande séro-muqueuse de grande taille, siégeant dans le territoire maxillaire inférieur de *Varanus salvator*, non mentionnée dans les travaux qui nous ont été accessibles.

1. GLANDE LABIALE SÉRO-MUQUEUSE DE VARANUS SALVATOR.

L'existence de glandes labiales inférieures dans le genre *Varanus* est connue depuis longtemps (voir FAHRENHOLZ, 1937, pour la bibliographie), mais les différents auteurs ne fournissent aucune précision concernant la structure de ces organes et mentionnent juste la présence de glandes labiales et dentales, identifiables à la dissection. C'est ainsi que WOERDEMANN (1921) signale, chez *Varanus chlorostigma*, la présence de glandes labiales *sensu stricto*, débouchant par de nombreux conduits excréteurs à la face dorsale de la mâchoire inférieure ainsi que de glandes dentales, débouchant par des orifices moins nombreux au rebord labial des gaines dentaires. FAHRENHOLZ (1937) dont la mise au point fait état de résultats personnels concernant *Varanus varius*, mentionne simplement l'existence de glandes labiales proprement dites et de glandes dentales.

L'examen histologique de deux jeunes individus de *Varanus salvator* nous permet de confirmer ces données et d'y ajouter la description d'une glande dentale monostomatique de grande taille dont l'étendue antéro-postérieure est presque égale à celle de l'ensemble du massif, cette particularité anatomique évoquant la glande à venin de l'Héloderme. Comme chez ce dernier, elle est située ventralement par rapport aux glandes labiales classiques (fig. 43 et 111). Le conduit excréteur, unique, quitte l'organe par son extrémité rostrale et débouche au rebord labial de la rangée dentaire.

Du point de vue de l'anatomie microscopique il y a lieu de signaler que la glande, entourée de tous côtés par une capsule conjonctive relativement épaisse où dominent des fibres collagènes, se trouve adossée au maxillaire inférieur par sa face médiale, la face latérale étant recouverte de faisceaux musculaires; la contraction de cette musculature extrinsèque aboutit sans doute, de façon indirecte, à la compression de l'organe. En outre, des fibres musculaires sont mêlées, en petit nombre, aux couches internes de fibres collagènes de la capsule et même certaines des expansions capsulaires qui cloisonnent le parenchyme en contiennent; de véritables cellules myo-épithéliales font, au contraire, défaut. Ces expansions capsulaires cloisonnent le parenchyme en une série de loges, sans qu'il y ait de véritable lobulation se traduisant par des irrégularités du contour extérieur. Les loges ainsi délimitées sont de petite taille, les expansions collagènes de la capsule se terminant sur une capsule conjonctive centrale, relativement épaisse, qui entoure le conduit excréteur. Dans chaque loge se trouvent des tubes glandulaires ramifiés dont l'épithélium se continue, de façon abrupte, par celui du conduit excréteur central, l'organisation générale de l'organe rappelant de très près celle des lobes qui forment la glande à venin de *Heloderma horridum*.

Chaque tube glandulaire est entouré d'une membrane basale sur laquelle se terminent les expansions capsulaires. Le revêtement épithélial, prismatique, est composé de cellules hautes de 20 µ environ, larges, à noyaux ovoïdes orientés parallèlement à la membrane basale et situés très près d'elle. La majeure partie des corps cellulaires est occupée par des grains de sécrétion; la prise en considération des caractères histologiques de ce produit amène à distinguer deux types cellulaires extrêmes, reliés entre eux par toute une série d'intermédiaires.

Certaines cellules contiennent des grains de sécrétions répartis dans toute la zone supra-nucléaire, mais de taille très inégale; des granulations à peine discernables, à la limite du pouvoir séparateur du micros-

Source : MNHN, Paris

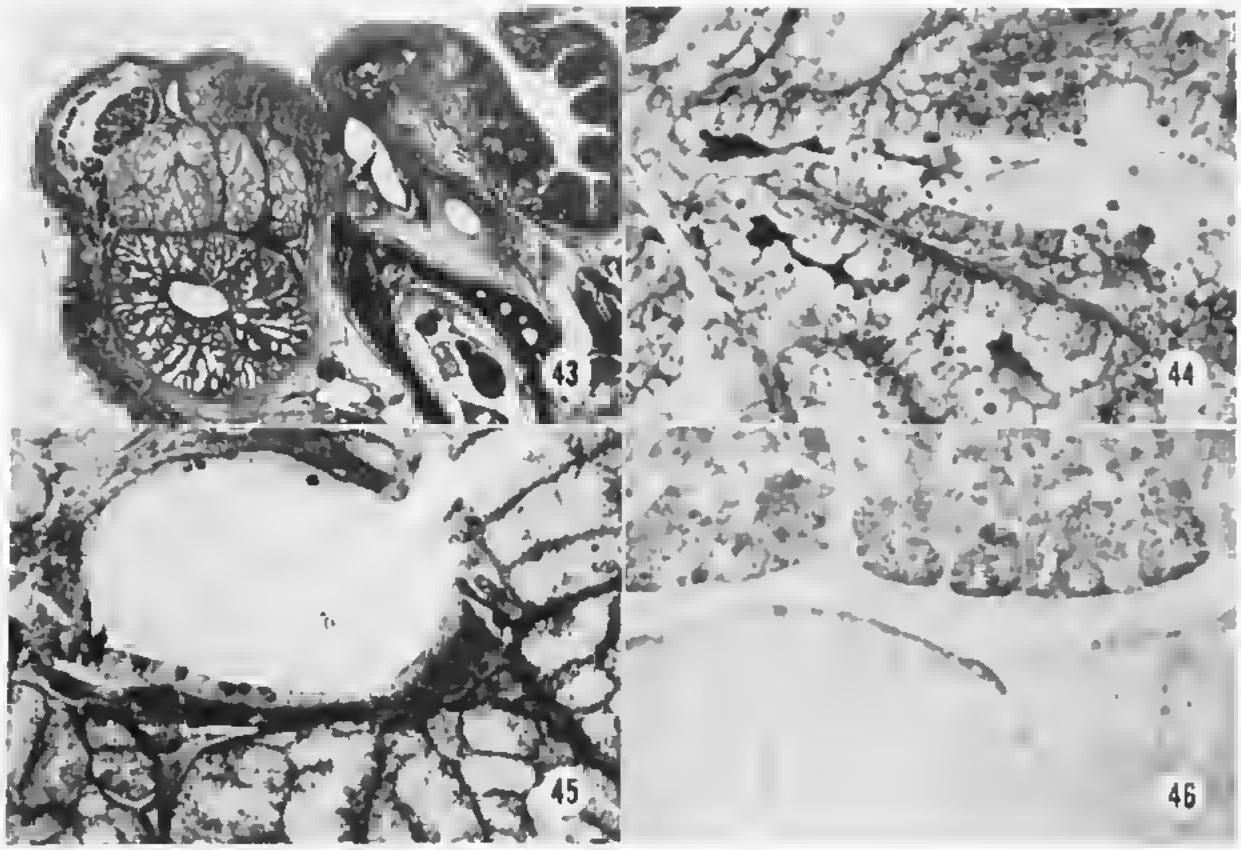


FIG. 43

Vue d'ensemble des glandes labiales inférieures de *Varanus salvator* en coupe transversale. Trichrome en un temps, grossissement 24 diamètres, écran vert. Remarquer, latéralement par rapport à l'arcade maxillaire, la glande séro-muqueuse, surmontée d'une glande labiale et de deux glandes dentales.

FIG. 44

Détail de la glande séro-muqueuse. Tétrazoréaction de Danielli, grossissement 375 diamètres, écran vert. Remarquer la réactivité du produit de sécrétion et son accumulation dans la lumière des unités sécrétrices.

FIG. 45

Unités sécrétrices et canal excréteur de la glande séro-muqueuse. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 150 diamètres, écran vert. Remarquer les mucocytes du conduit excréteur (en noir).

FIG. 46

Glande séro-muqueuse (en haut) et glandes labiales (en bas). Réaction au DDD, grossissement 150 diamètres, écran vert. Remarquer la réactivité du produit de sécrétion de la glande séro-muqueuse.

cope, coexistent sans aucune régularité avec des grains ou de petites mottes dont le diamètre dépasse 1 μ; en dépit de ces différences de taille, les affinités tinctoriales et les caractères histochimiques sont très homogènes, l'érythrophilie dans les conditions techniques des trichromes usuels allant de pair avec l'absence de toute réactivité à l'APS, l'absence de mucines acides et la présence, en abondance moyenne, de protides. Ces caractères sont donc ceux de la cellule glandulaire séreuse (fig. 44 à 46).

D'autres cellules, strictement comparables aux précédentes en ce qui concerne la morphologie générale et l'emplacement du produit de sécrétion, contiennent des grains de taille moyenne ou grande, l'hétérogénéité des dimensions étant bien moindre que pour le premier type. Nettement cyanophiles après coloration par les trichromes usuels, les grains sont fortement APS-positifs, mais dépourvus de mucines acides et très riches en protides décelables par les méthodes utilisées ici; il s'agit donc de cellules séro-muqueuses.

La coexistence, dans une même cellule, des deux types de granulations qui viennent d'être décrits est très fréquente; on rencontre donc des cellules apparemment sérenses, mais où l'examen méthodique fait apparaître

Source : MNHN, Paris

quelques granules APS-positifs, ainsi que des éléments où la majeure partie des granulations sont déjà volumineuses et APS-positives, mais où il persiste quelques grains de petite taille, prenant le colorant de fond acide. Il va de soi que les deux types de granulations peuvent coexister, au sein d'une cellule donnée, en abondance égale.

Le produit de sécrétion accumulé dans la lumière des unités sécrétrices se présente sous des aspects assez divers; formé par des granulations de taille moyenne ou grande, ainsi que par des flaques nées visiblement de la coalescence de granulations, il peut être érythrophile ou cyanophile, mais se montre toujours fortement APS-positif et très riche en protides (fig. 44). On n'y rencontre donc pas l'équivalent des granulations intracellulaires de type séreux.

Le conduit excréteur qui traverse l'organe dans toute son étendue est entouré, comme nous l'avons signalé ci-dessus, d'une gaine conjonctive relativement épaisse sur laquelle se terminent les expansions capsulaires. L'épithélium est pavimenteux stratifié, le contraste par rapport au revêtement des unités sécrétrices étant de la plus grande netteté (fig. 45). Dans cet épithélium épidermoïde, comportant en moyenne quatre ou cinq assises de cellules, sont encastrés d'assez rares mucocytes ovoïdes de petite taille, élaborant une mucine peu acide, jaune après coloration par la méthode de Ravetto. L'accumulation, dans la lumière de ce conduit, de produit de sécrétion est assez faible, les caractères histochimiques n'ayant subi aucune modification par rapport au produit qui se trouve dans la lumière des tubes glandulaires.

Il résulte de la description qui vient d'être donnée que les caractères morphologiques de cette glande séro-muqueuse la différencie nettement des glandes labiales classiques et justifient son individualisation en tant qu'organe. La taille de la glande, son caractère monostomatique et les particularités histologiques du produit de sécrétion indiquent clairement une spécialisation en vue d'une fonction différente de celle des glandes labiales classiques, mais l'absence de données physiologiques interdit toute discussion sur la signification fonctionnelle de cet organe.

Nos seules données statiques rendent très difficiles l'interprétation des différents types cellulaires, mais l'abondance des formes intermédiaires entre les deux extrêmes et les caractères histochimiques du produit accumulé dans la lumière des tubes autorisent, sous réserve d'une vérification expérimentale, l'hypothèse suivant laquelle la glande comporterait, en réalité, une seule lignée cellulaire, les types séreux et séro-muqueux étant, en fait, des stades différents du cycle sécrétoire. Dans l'esprit de cette hypothèse, les cellules séro-muqueuses représenteraient le dernier stade de la synthèse intracellulaire du produit de sécrétion, puisque celui-ci présente, après l'extrusion, les mêmes particularités histochimiques.

2. Glande à venin des Helodermatidae.

Il résulte des mises au point de Phisalix (1922) et Fahrenholz (1937) que la fonction venimeuse de l'Héloderme était connue des Aztèques au moment de la conquête espagnole. Les travaux du XIX^e^ siècle apportent des précisions à ce sujet, la découverte de la glande à venin de *Heloderma suspectum* étant due à I. G. Zischer, celle du même organe chez *Heloderma horridum* à Stewart (1881). Confirmés par tous leurs successeurs, ces auteurs montrent qu'il s'agit d'une glande labiale inférieure, le caractère dental étant affirmé, d'après des dissections, par Fahrenholz.

La grande taille de la glande dont l'emplacement est marqué d'un bourrelet visible sur l'animal intact, est bien mise en lumière par tous les auteurs classiques. Oblongue et composée de plusieurs lobes, la glande est représenté, chez *Heloderma suspectum*, par un massif polystomatique, chaque lobe ayant conservé son individualité et son propre conduit excréteur (Fischer, Phisalix, Fahrenholz). La glande à venin de *Heloderma horridum* est, au contraire, monostomatique, les sillons visibles lors de son examen macroscopique correspondant à la subdivision en lobes.

L'examen d'une femelle adulte de *Heloderma horridum* nous met en mesure d'ajouter quelques précisions de détail à cette description. Chez cette espèce, la glande à venin est beaucoup plus allongée et plus effilée que celle de *Heloderma suspectum* (Phisalix, 1922, vol. II, p. 187). Sa hauteur dans la partie centrale atteint, après fixation, 11 mm, la longueur étant de 30 mm environ. L'organe est effilé aux deux extrémités. Une rangée régulière de glandes labiales classiques se trouve interposée entre le bord dorsal de la glande à venin et la muqueuse du vestibule buccal. D'assez nombreux vaisseaux sanguins abordent la glande par son bord ventral et cheminent en surface, dans des sillons, avant de s'enfoncer en profondeur. Un seul

Source : MNHN, Paris

conduit excréteur s'individualise anatomiquement vers l'union des deux tiers antérieurs de la glande avec le tiers postérieur, accomplit un trajet assez court, dirigé dans le sens dorsal et médial, pour déboucher dans la gaine d'une dent maxillaire.

Mises à part les notions sommaires qui découlent des travaux du XIX^e^ siècle, le plus clair de nos connaissances sur la structure des glandes à venin de l'Hélodenne est dû à PHISALIX (1922). D'après cet auteur, la glande à venin de *Heloderma suspectum* est entourée d'une capsule conjonctive dont les couches externes contiennent quelques fibres élastiques. Des cloisons parties de cette capsule divisent le parenchyme en lobes et lobules, chaque lobe disposant de son arbre canaliculaire autonome, la lumière des conduits excréteurs servant de réservoir. Les ampoules que forment les segments sécréteurs sont tapissées d'un épithélium dont la hauteur varie notablement en fonction des cycles sécrétoires. Assez bas lorsque la fixation a été faite peu de temps après l'extrusion, l'épithélium devient prismatique au moment de l'élaboration du produit de sécrétion. Celui-ci se présente sous la forme de granulations rondes et d'assez petite taille, fortement acidophiles dans un premier temps, moins acidophiles à l'approche de leur confluence en une masse finement grenue qui précède de peu l'extrusion. PHISALIX insiste sur le fait que les noyaux, sphériques et assez clairs, restent basaux à tous les stades du cycle sécrétoire; elle signale également que l'épithélium des conduits excréteurs diffère de celui des ampoules sécrétrices par l'absence d'inclusions cytoplasmiques, les noyaux étant pourvus de fines granulations chromatiques. Des lobules aberrants de la glande à venin existeraient chez *Heloderma suspectum*.

La glande à venin de *Heloderma horridum* est entourée d'une capsule conjonctive assez épaisse dont les couches externes contiennent, comme le signale PHISALIX pour *Heloderma suspectum*, de rares fibres élastiques. Les fibres collagènes dominent de loin et quelques fibres musculaires dont l'ensemble forme autour du parenchyme un filet à mailles assez larges, leur sont associées (fig. 48, 151). La plupart des éléments cellulaires de la capsule sont doués des caractères histologiques du fibrocyte; des labrocytes existent de place en place. Cette capsule livre passage aux vaisseaux sanguins et aux nerfs qui pénètrent dans le parenchyme en suivant des expansions capsulaires. Celles-ci cloisonnent la glande en lobes et lobules. Les fibres élastiques font défaut dans les expansions capsulaires, mais les fibres musculaires y sont assez bien représentées, cette particularité histologique étant à rapprocher de l'absence de vraies cellules myo-épithéliales.

L'architecture du parenchyme est celle d'une glande tubuleuse composée. Le conduit excréteur unique se divise en une série de conduits lobaires, renflés en ampoules, si bien que chaque lobe est pourvu d'une lumière centrale, dans laquelle viennent déboucher les segments terminaux des tubes glandulaires, déjà revêtus d'épithélium canaliculaire.

L'épithélium glandulaire est d'une remarquable uniformité, les aspects rencontrés à l'exploration des coupes correspondant, de toute évidence, aux différents stades du cycle sécrétoire d'une même catégorie cellulaire (fig. 50). Les cellules glandulaires sont prismatiques ou pyramidales, leur hauteur variant de 12 à 25 μ en moyenne. Comme chez *Heloderma suspectum*, la position basale des noyaux mérite d'être soulignée. En effet, ils sont plaqués contre le pôle basal de la cellule dès que le produit de sécrétion est tant soit peu abondant au sein du cytoplasme et ils en restent très proches même dans les cellules vidées depuis peu de temps. Généralement sphériques, parfois pourvus d'indentations très fines, ces noyaux contiennent des mottes de chromatine aux contours nets, assez clairsemées, un ou plus rarement deux nucléoles, sphériques et homogènes, étant nets même après coloration topographique. La partie basale des cytoplasmes montre, dans les cellules se trouvant au début de la phase d'élaboration du cycle sécrétoire, une affinité nette pour les colorants basiques, affinité due, comme le montrent les contrôles, à la présence de ribonucléines. Les zones supranucléaires sont faiblement acidophiles.

Le produit de sécrétion dont l'abondance au sein des cytoplasmes varie dans une mesure suffisante pour montrer que l'organe fonctionne, à l'échelle cellulaire, suivant le mode asynchrone, se présente sous forme de granulations sphériques, égales entre elles, dont l'accumulation commence vers les parties centrales du corps cellulaire, ce dernier étant entièrement rempli de produit à l'approche de l'extrusion. Les affinités tinctoriales des grains et leurs caractères morphologiques subissent, durant le cycle, une évolution des plus nettes. En effet, les granulations récemment élaborées sont fortement érythrophiles sur coupes ayant subies l'action de plusieurs colorants acides. A un stade ultérieur elles deviennent plus ou moins cyanophiles, cette évolution étant constatée dans des conditions techniques telles qu'une différence d'action des réactifs utilisés, notamment une différence de pénétration du fixateur, ne saurait être incriminée. Peu de temps avant l'extru-

Source : MNHN, Paris

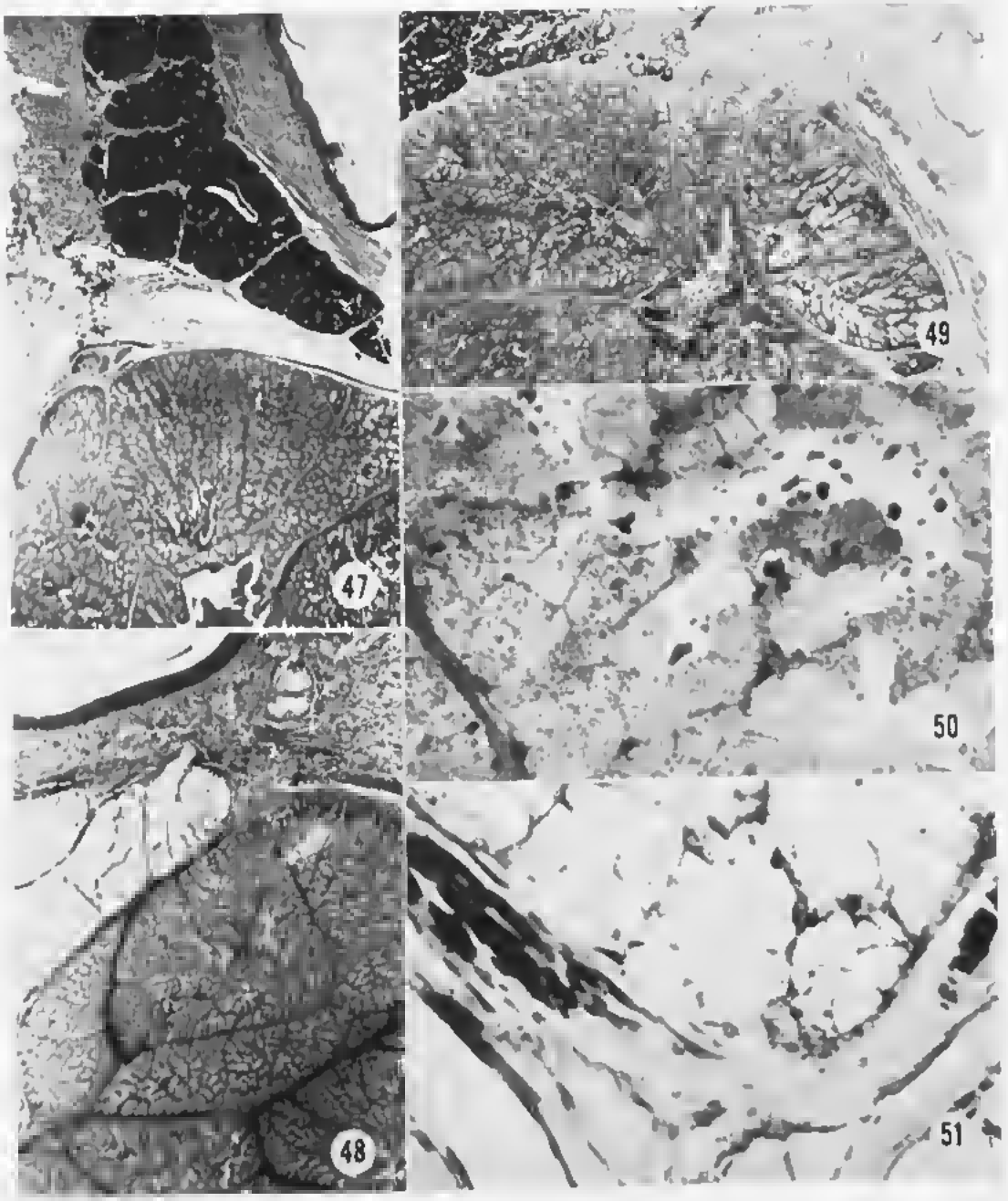


Fig. 47

Glande labiale classique (en haut) et glande à venin (en bas) d'*Heloderma horridum*. Méthode de Mowry au bleu alcian-APS, grossissement 24 diamètres, écran orange. Remarquer la prise du bleu alcian sur la glande labiale (en noir sur le cliché) et la réactivité modérée à l'APS de la glande à venin.

Fig. 48

Coupe voisine de la précédente. Trichrome en un temps, même grossissement que fig. 47, écran vert. Remarquer la cyanophilie de la glande labiale classique (en clair sur le cliché) et l'érythrophilie de la glande à venin.

Fig. 49

Coupe plus aborale que les précédentes. Fuschine-paraldéhyde-trichrome en un temps, même grossissement que fig. 47 et 48, écran orange. Remarquer la forte coloration de la glande labiale classique et des mucocytes du collecteur central.

Fig. 50

Détail de la glande à venin d'*Heloderma horridum*. Réaction à l'alloxane-Schiff, grossissement 375 diamètres, écran vert. Remarquer la réactivité du produit de sécrétion.

Fig. 51

Détail du même objet. Azan, grossissement 375 diamètres, écran vert. Remarquer les fibres musculaires incluses dans le tissu conjonctif interlobulaire.

Source : MNHN, Paris

sion, les granulations individuelles confluent en une masse grenue qui présente, de nouveau, une certaine érythrophilie et c'est là l'affinité tinctoriale du produit de sécrétion accumulée dans la lumière des tubes. Il y a lieu d'insister d'emblée sur le fait qu'aucune différence histochimique ne correspond à ces fluctuations d'affinité tinctoriale, si bien que nous nous croyons en droit de les rattacher à des facteurs physiques, en particulier au degré d'hydratation du produit de sécrétion aux différents stades du cycle. La réactivité à l'APS du produit est nette à tous les niveaux, la teinte tirant sur l'orange plutôt que sur le violet. Toutes les autres techniques de mise en évidence des glucides donnent des résultats négatifs en ce qui concerne le produit de sécrétion, mais les cytoplasmes des cellules glandulaires contiennent une quantité variable et souvent très petite de glycogène. La méthode à l'alloxane-Schiff et la tétrazoréaction de Danielli témoignent, par leurs résultats fortement positifs, de l'abondance des protides dans le produit de sécrétion et la méthode au DDD confère à ce produit une teinte intense, signalétique de la richesse en protides sulfhydrilés. Il paraît donc légitime d'attribuer à la composante glucidique de glycoprotéines au sens large du terme le résultat positif de la réaction à l'APS.

Le passage de la partie à proprement parler glandulaire vers la partie excrétrice de l'épithélium est indiquée par un changement net et assez brusque des caractères histologiques des cellules, la membrane basale sur laquelle elles reposent, dépourvue de caractères particuliers, ne subissant aucune modification. A la place des cellules prismatiques ou pyramidales, plus ou moins remplies de grains de sécrétion acidophiles, on trouve des cellules prismatiques moins hautes (15 μ en moyenne) et plus étroites, à noyaux franchement basaux et beaucoup plus denses que ceux des cellules glandulaires proprement dites. Les nucléoles de ces noyaux sont peu distincts après coloration par les méthodes générales et les cytoplasmes ne contiennent pas de ribonucléines en quantité supérieure au seuil de sensibilité des méthodes utilisées ici. La majeure partie du corps des cellules est occupée par un produit de sécrétion se présentant soit en grosses boules, soit en flaques plus ou moins étendues, légèrement cyanophiles après coloration par les méthodes trichromiques usuelles. Tous les caractères histochimiques démontrent la richesse de ce produit de sécrétion en une mucine très acide, ainsi que la présence d'une quantité modérée de protides. En effet, la méthode à l'alloxane-Schiff, celle au DDD et la tétrazoréaction de Danielli donnent des résultats positifs, sans être intenses. La réactivité à l'APS est, au contraire, très nette et va de pair avec une forte métachromasie, une grande affinité pour le bleu alcian de la méthode de Mowry et une coloration bleue dans les conditions techniques de la méthode de Ravetto. Les résultats de la méthylation réversible incitent à admettre que le caractère acide de ces mucosubstances est dû à des radicaux sulfate. L'ensemble de ces caractères correspond à ceux de la cellule muco-séreuse.

L'épithélium dont les caractères morphologiques et les particularités histochimiques viennent d'être décrits tapisse non seulement la partie terminale des tubules glandulaires, mais également la lumière des canaux centrolobaires et celle des collecteurs principaux intraglandulaires. C'est au niveau où le collecteur principal quitte la glande que ses caractères histologiques changent assez brusquement, des cellules cubiques dépourvues de produit de sécrétion remplaçant en partie, puis entièrement, les éléments muco-séreux. Ces derniers font à peu près entièrement défaut jusqu'à proximité immédiate de l'abouchement à la muqueuse du sillon dentaire, zone où apparaissent quelques mucocytes en tout point comparables à ceux de la muqueuse buccale.

L'examen histologique fait donc apparaître la très forte prédominance, dans la glande à venin de *Heloderma horridum*, de cellules séro-muqueuses, élaborant uniquement un produit de sécrétion acidophile, très riche en protides; il n'en est pas moins vrai que la présence d'un épithélium muco-séreux dans la majeure partie de l'arbre canaliculaire fait de cet organe une glande mixte. Cette prédominance de produits de sécrétion riches en protides est l'un des éléments du rapprochement de la glande à venin de l'Héloderme et de la glande de Duvernoy des Colubridae; d'autres données incitent au même rapprochement. C'est ainsi que les deux organes représentent, de toute évidence, des glandes dentales spécialisées, le seul élément distinctif à cet égard étant les connexions anatomiques avec le maxillaire supérieur ou inférieur. La glande à venin de *Heloderma horridum* atteint le degré le plus poussé de la classification de FAHRENHOLZ (1937), puisqu'elle est monostomatique; il en est de même pour la glande de Duvernoy, alors que la glande à venin de *Heloderma suspectum* est encore polystomatique. Du point de vue fonctionnel, le caractère vénimeux de la glande de Duvernoy est bien établi pour un certain nombre de Colubridae; il ne fait aucun doute pour la glande des

Source : MNHN, Paris

Helodermatidae envisagée ici. Du point de vue cytophysiologique, la glande à venin de l'Héloderme évoque également la glande de Duvernoy, alors que celle des Ophidiens protéroglyphes et solénoglyphes représente une autre modalité fonctionnelle.

L'importance des différences anatomiques de la glande à venin dans les deux espèces du genre *Heloderma* ne manque pas de surprendre à première vue; à l'échelle cytologique, la description de PHISALIX ne fait apparaître aucune différence fondamentale entre *Heloderma suspectum* et nos propres données portant sur *Heloderma horridum*. Rappelons à cet égard que la glande de Duvernoy des Colubridae, toujours monostomatique, peut exister ou faire défaut chez des espèces d'un même genre.

Il semble justifié de rapprocher, d'une part la présence, chez les Hélodermes et chez *Varanus salvator*, d'une glande labiale spécialisée riche en cellules séro-muqueuses, d'autre part l'existence, dans les glandes labiales classiques des Anguidae et Anniellidae, de cellules du même type. En effet, les représentants des quatre familles qui viennent d'être citées sont les seuls Sauriens dont les glandes labiales comportent des éléments répondant à la définition de la cellule séro-muqueuse. A l'échelle cellulaire, la ressemblance est frappante dans les trois cas. Une fonction venimeuse n'a pas été décrite, à notre connaissance, chez les Anguidae, mais l'existence de dents sillonnées pourrait représenter un indice en sa faveur. Il est donc possible que la glande à venin des Helodermatidae représente, du point de vue phylogénique, l'épanouissement d'une potentialité des glandes labiale, présente chez d'autres Anguimorpha.

3. GLANDE DE DUVERNOY.

(Glande venimeuse, DUVERNOY, 1832; glande parotide, SCHLEGEL, 1828, LEYDIG, 1873, PHISALIX, 1922; *glandula suspecta*, FAHRENHOLZ, 1937; glande de Duvernoy, TAUB, 1966).

Découverte par REINWARDT (in BOIE, 1826), chez les Colubridae opisthoglyphes, étudiée par SCHLEGEL (1828) chez ces animaux, la glande en question a été retrouvée et décrite avec précision par DUVERNOY (1832) chez les Colubridae aglyphes; LEYDIG (1873) la distingue nettement des glandes labiales supérieures. PHISALIX (1922) recherche la glande « parotide » chez de nombreux Colubridae et constate qu'elle existe chez tous les protéroglyphes et chez beaucoup d'aglyphes, son développement étant variable suivant les cas. C'est pour éviter une homologation injustifiée avec la glande parotide des Mammifères que FAHRENHOLZ (1937) utilisa le nom « *glandula suspecta* ». TAUB (1966) propose, pour la même raison, l'adoption du nom « glande de Duvernoy » et donne (1967) une revue d'ensemble très détaillée de la morphologie comparée de cet organe.

Il s'agit d'une glande ovoïde et superficielle, monostomatique, située en arrière du globe oculaire, dorsalement par rapport à la partie postérieure du cordon labial qui peut être déprimé ou interrompu à son niveau. Le canal excréteur part non de l'extrémité rostrale, mais de la face médiale, au niveau du tiers rostral; il est plus long que celui des autres glandes labiales et débouche dans la gaine d'une dent maxillaire postérieure élargie, lorsque celle-ci existe, ou sur la face externe du maxillaire.

Parmi les Colubridae examinés ici, seuls *Boaedon fuliginosus* et *Storeria occipitomaculata* sont dépourvus de glande de Duvernoy. Celle-ci est plus ou moins développée selon les espèces mais il s'agit, dans tous les cas, d'une glande tubuleuse composée dont les tubes, très ramifiés et de diamètre constant, sont groupés en lobules. La partie intra-glandulaire du canal excréteur est relativement courte; sa partie extra-glandulaire est engainée d'une enveloppe conjonctive en continuité avec celle de la glande. Les rapports anatomiques de l'orifice d'abouchement à la cavité buccale ont été rappelés ci-dessus; ils prouvent que la glande de Duvernoy est une glande labiale du groupe dental (WOERDEMANN, 1921).

La première application, à la glande de Duvernoy, des techniques à proprement parler histologiques est due à LEYDIG (1863) qui affirme le caractère « séreux » du corps de la glande; REICHEL (1883) confirme cette notion, des précisions complémentaires étant apportées par PHISALIX et BERTRAND (1894), LAUNOY (1901, 1905), PHISALIX (1922), EGERER (1926). RADOVANOVIC (1932) assigne aux glandes de Duvernoy des espèces opisthoglyphes une position intermédiaire entre la glande relativement simple de *Natrix natrix* et l'appareil venimeux complexe des serpents protéroglyphes et solénoglyphes. L'étude extensive de la glande de Duvernoy au moyen des seules techniques de l'anatomie microscopique conduit TAUB (1967), dont l'inven-

8 564028 6

Source : MNHN, Paris

taire porte sur 120 genres, à distinguer des glandes de Duvernoy purement « séreuses » et des glandes mixtes. Des publications récentes (ARVY, 1967; BOLOGNANI-FANTIN et BOLOGNANI, 1964; STROZZI 1965), apportent quelques précisions d'ordre histochimique.

La glande de Duvernoy de la plupart des espèces examinées ici est entourée d'une gaine conjonctive bien individualisée, en continuité avec celle du canal excréteur et constituée avant tout de fibres collagènes. Des expansions parties de cette capsule cloisonnement le parenchyme glandulaire en lobes et lobules. Chaque tube de la glande est entouré d'une membrane basale bien développée. L'examen des préparations suggère la présence d'assez rares cellules myo-épithéliales, mais les aspects manquent de netteté et une vérification au moyen des techniques de la microscopie électronique serait très opportune. La glande de Duvernoy de *Dasypeltis scaber*, de petite taille, est profondément lobulée et parfois difficile à distinguer des glandes labiales classiques sur certaines coupes.

L'épithélium glandulaire est, en totalité ou en majeure partie, constitué par des cellules cylindriques plus ou moins hautes suivant les stades du cycle sécrétoire et en tout point comparables aux cellules séro-muqueuses des glandes labiales classiques (fig. 52 à 54). On retrouve les noyaux sphériques et assez clairs, à nucléoles nets, la présence d'un ergastoplasme et l'abondance des grains de sécrétion qui ont déjà été signalés. Les affinités tinctoriales de ces derniers vont de l'érythrophilie franche à la prise concomitante du colorant rouge et d'une petite quantité du colorant vert ou bleu. Chez *Dasypeltis scaber*, la grande richesse des cellules séro-muqueuses en composés APS-positifs va de pair avec une certaine cyanophilie des grains de sécrétion. Toutes les réactions des protides utilisées dans ce travail donnent des résultats fortement positifs, l'abondance des protides sulfhydrilés totaux étant particulièrement grande, alors que la richesse en cystéine est variable selon les espèces. Le deuxième type cellulaire, représenté par des mucocytes en tous points comparables à ceux des glandes labiales classiques, n'a été trouvé que chez *Natrix natrix*, *Natrix maura* et *Coronella austriaca* (fig. 54). Ces éléments sont très rares dans le fond des tubes glandulaires, on ne les rencontre pour ainsi dire jamais isolément et ils siègent par groupes dans la partie proximale de certains tubes, à peu de distance du collecteur principal. Leur abondance globale n'est jamais grande et sujette à des variations non seulement suivant les individus, mais aussi suivant les glandes d'un même individu.

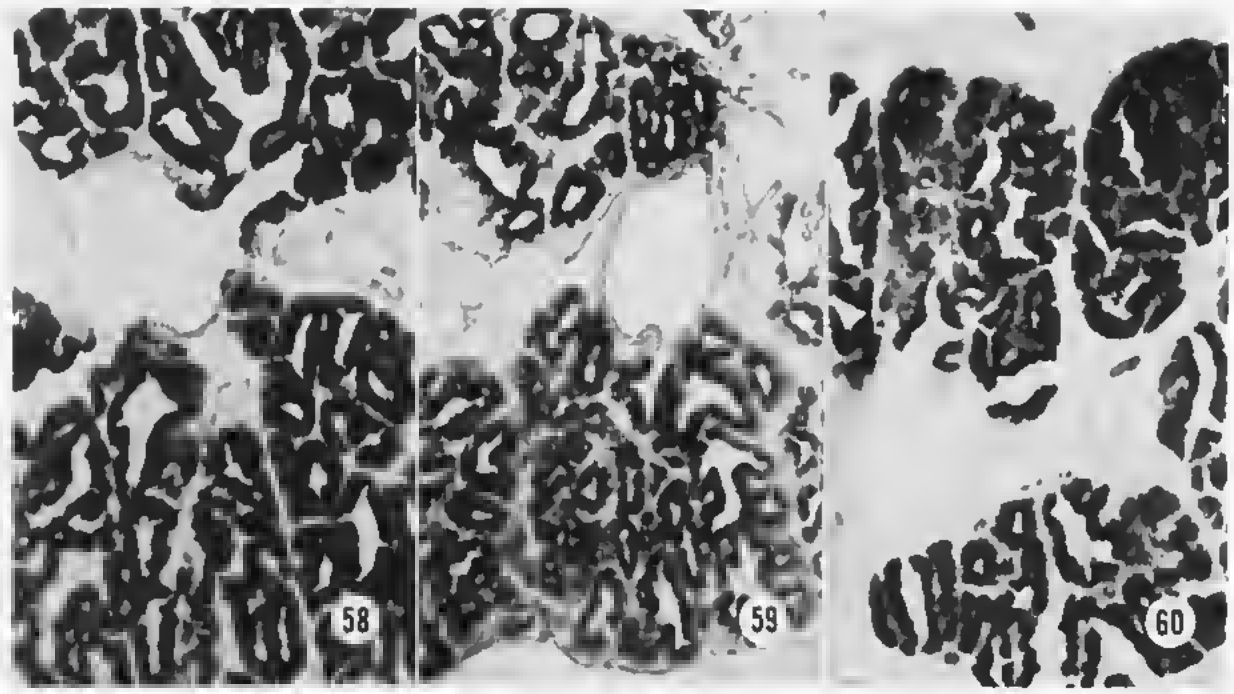


FIG. 58 à 60

Glande de Duvernoy d'*Enhydris enhydris*. Trichrome en un temps (58), tétrazoréaction de Daniella (59) et réaction au DDD (60). Grossissement 150 diamètres, écran vert. Remarquer l'uniformité de l'épithélium secréteur, dépourvu de mucocytes, le passage brusque à l'épithélium canaliculaire, la richesse en protides des cellules séro-muqueuses.

Source : MNHN, Paris

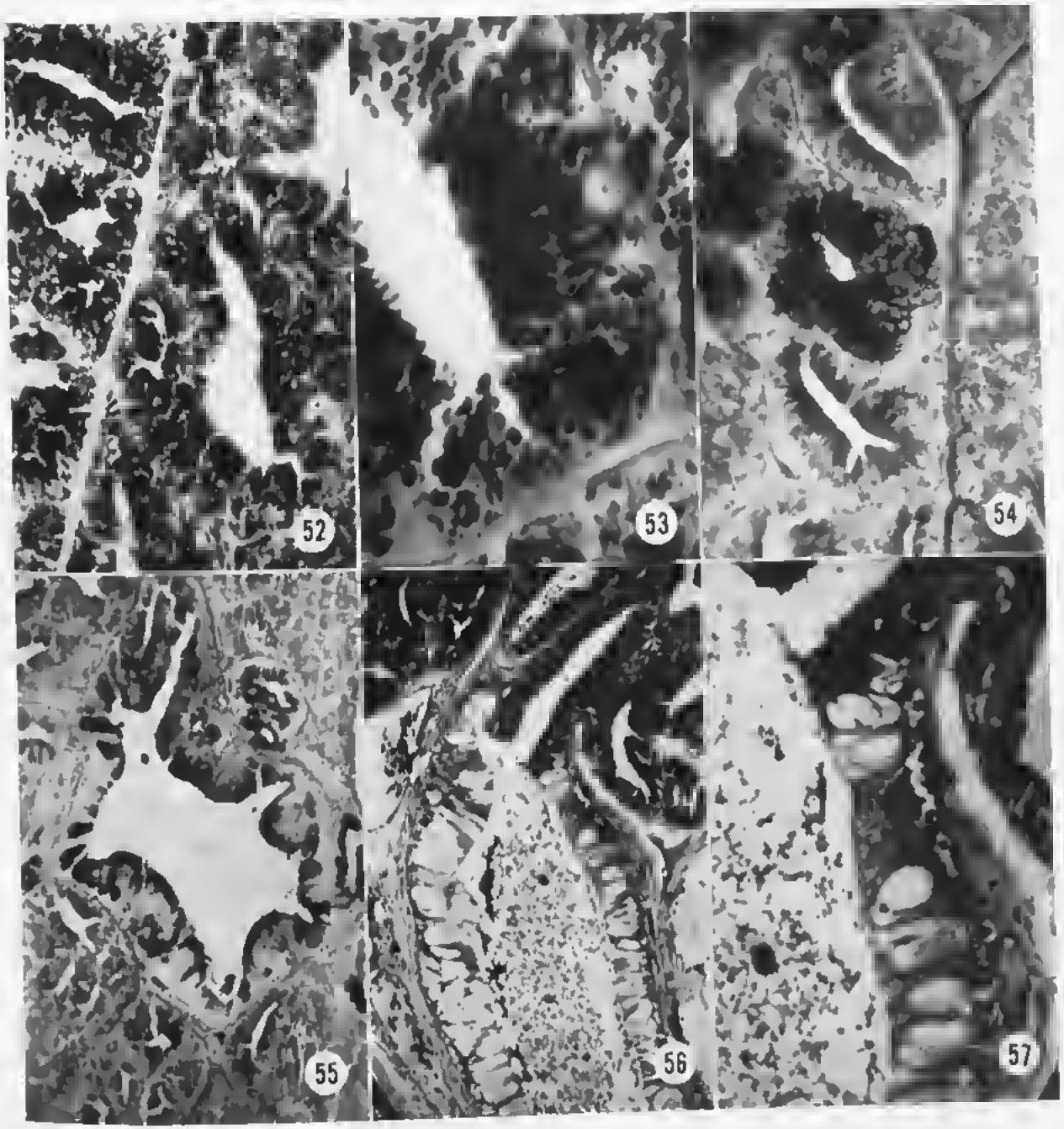


FIG. 52

Glande de Duvernoy de *Natrix maura*. Trichrome en un temps, grossissement 375 diamètres, écran vert. Remarquer l'abondance du produit de sécrétion érythrophile.

FIG. 53

Détail de la même préparation; grossissement 1500 diamètres.

FIG. 54

Lobule mixte de la glande de Duvernoy de *Natrix maura*. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 375 diamètres, écran vert. Remarquez la forte réactivité des mucocytes et la réactivité moindre des cellules séro-muqueuses.

FIG. 55

Coupe de la glande de Duvernoy de *Natrix maura*, intéressant le collecteur central. Même technique que fig. 54, grossissement 150 diamètres. Remarquer les mucocytes du conduit excréteur principal (en noir sur le cliché).

FIG. 56 et 57

Glande de Duvernoy et partie extraglandulaire du conduit excréteur principal de *Natrix maura*. Trichrome en un temps, grossissements 150 (56) et 375 (57) diamètres, écran vert. Remarquer les mucocytes groupés.

Source : MNHN, Paris

Chez *Natrix natrix*, *Natrix maura* et *Coronella austriaca* la partie intraglandulaire, assez courte, du conduit excréteur est tapissée, dans sa portion initiale, d'un épithélium où alternent, sans ordre précis, des cellules séro-muqueuses et des mucocytes (fig. 55); cette dernière catégorie devient très rapidement majoritaire et résume, à elle seule, l'épithélium de la plus grande partie du conduit (fig. 56, 157). Il va de soi que les cellules séro-muqueuses n'existent jamais dans le trajet extra-glandulaire. Les caractères morphologiques généraux des deux types et leurs particularités histochimiques correspondent exactement à la description donnée à propos du corps de la glande. La hauteur de l'épithélium muqueux diminue dans la dernière partie du conduit excréteur, près de l'abouchement à la gaine dentaire. Chez *Oligodon taeniatus*, *Dasypeltis scaber* et *Enhydris enhydris*, dans la partie intra-glandulaire du conduit excréteur, l'épithélium séro-muqueux fait place, progressivement chez les deux premières espèces, brusquement chez la troisième, à un épithélium stratifié de type épidermoïde (fig. 58 à 60). Ce dernier tapisse entièrement la portion extra-glandulaire du canal excréteur.

A côté de la grande taille de la glande de Duvernoy de *Dispholidus typus*, Taub (1967 *a*) signale certaines particularités de structure, notamment une accumulation importante de produit de sécrétion dans la lumière des unités glandulaires. Nous avons donc été incité à inclure cette espèce dans notre matériel et les constatations ainsi faites conduisent à en donner une description à part.

Du point de vue de l'anatomie microscopique, la glande est remarquable par le grand développement des unités sécrétrices et l'importance de la lobulation (fig. 61 et 62). L'enveloppe conjonctive, faite avant tout de faisceaux épais de fibres collagènes, est doublée intérieurement d'une couche continue de fibres musculaires. De cette double gaine partent des expansions interlobulaires où les fibres musculaires l'emportent sur les fibres collagènes; seules les expansions intralobulaires, se terminant sur les membranes basales des tubes glandulaires, ne contiennent que de très rares fibres musculaires; le siège d'élection du tissu collagène intraglandulaire est donc représenté par les adventices vasculaires. Les cellules myo-épithéliales signalées dans la glande de Duvernoy d'autres Colubridae font défaut ici.

Fig. 61 et 62

Glande de Duvernoy (en haut) et glande labiale supérieure (en bas) de *Dispholidus typus*. Trichrome en un temps (61) et tétrazoréaction de Danielli (62). Grossissement 24 diamètres, écran vert. Remarquer la forte érythrophilie et la réactivité du produit de sécrétion de la glande de Duvernoy.

Fig. 63

Détail du même objet. Trichrome en un temps, grossissement 375 diamètres, écran vert. Remarquer l'érythrophilie du produit de sécrétion de la glande de Duvernoy (en haut) et des cellules séro-muqueuses de la glande labiale supérieure (en bas).

Fig. 64

Glande de Duvernoy de la même espèce. Tétrazoréaction de Danielli, grossissement 150 diamètres, écran vert. Remarquer l'abondance moindre du produit de sécrétion dans le fond des tubes et son accumulation dans la lumière des unités sécrétrices.

Fig. 65

Coupe voisine de la précédente. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, même grossissement que fig. 64. Remarquer la réactivité du produit de sécrétion et la mise en évidence des mucocytes de la cavité buccale (bord gauche du cliché).

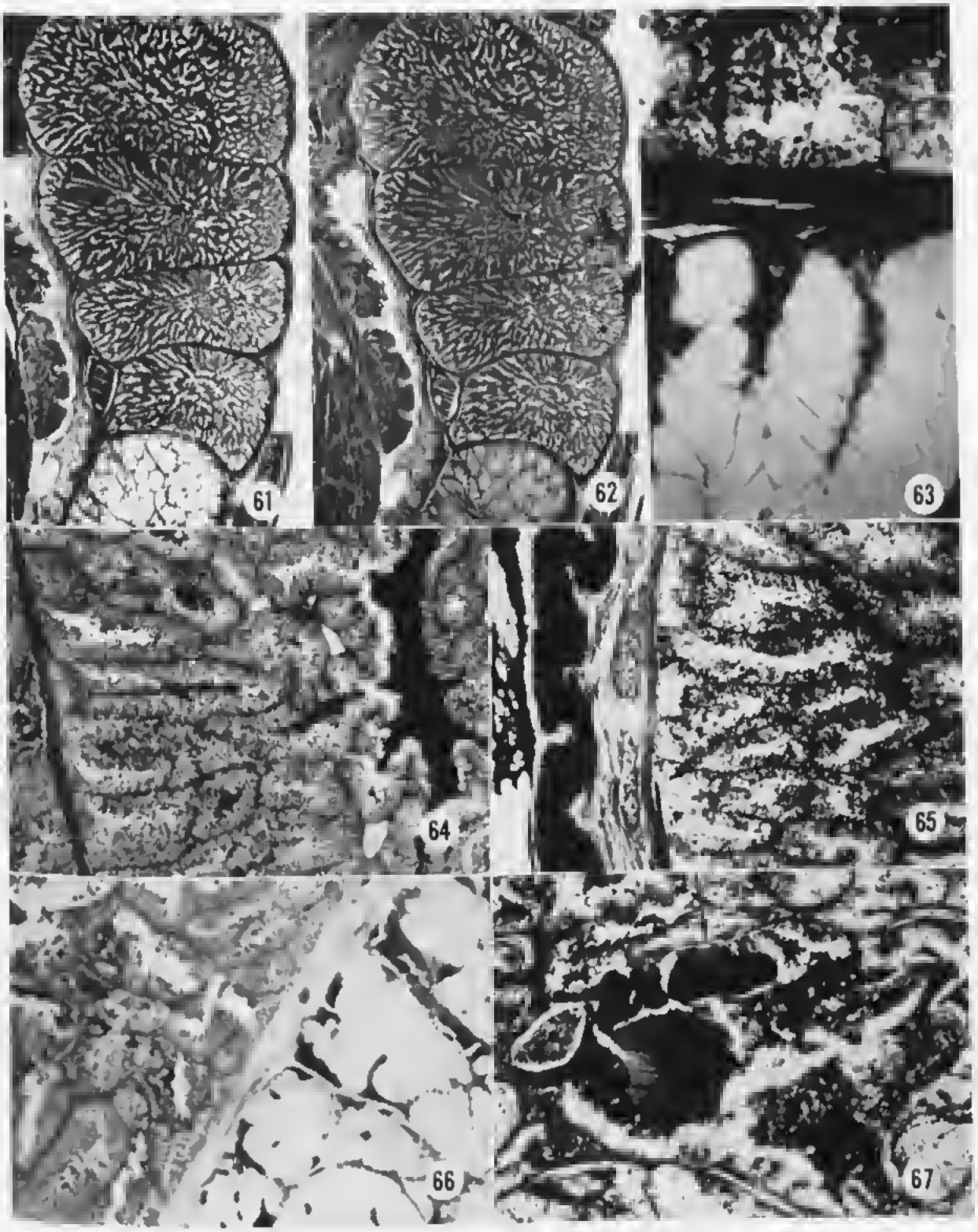
Fig. 66

Coupe voisine de la précédente. Réaction au DDD, même grossissement. Remarquer la réactivité nette du produit de sécrétion de la glande de Duvernoy et très forte des cellules séro-muqueuses de la glande labiale supérieure (partie droite du cliché).

Fig. 67

Même coupe que celle qui est représentée fig. 65. Même grossissement. Le collecteur central, dont l'épithélium comporte de très volumineux mucocytes (flèche), apparaît au centre de la figure; remarquer les flaques du produit de sécrétion.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Les tubes glandulaires, assez longs et ramifiés, sont tapissés d'un épithélium prismatique de hauteur moyenne; chez l'individu examiné, à peu près tous les noyaux sont basaux, ovoïdes, à chromatine moyennement dense; les nucléoles sont assez petits. La majeure partie du corps cellulaire est occupée par des grains de sécrétion dont les affinités tinctoriales varient progressivement depuis le fond des tubes jusqu'à proximité du système canaliculaire. Dans le fond, ce produit est franchement cyanophile, disposé en grains ou en mottes anguleuses dont la taille augmente régulièrement depuis la zone supra-nucléaire jusqu'à l'apex cellulaire, l'impression qui se dégage de l'étude des préparations étant celle d'une coalescence intra-cellulaire des grains. C'est sous forme de plaquettes assez volumineuses, ayant gardé leur cyanophilie, que le produit de sécrétion quitte les cellules, l'analyse détaillée du mode d'extrusion nécessitant le recours aux techniques de la cytologie infrastructurale. Une fois parvenues dans la lumière de l'unité sécrétrice, les plaquettes cyanophiles se fusionnent rapidement, tout en conservant leurs affinités tinctoriales (fig. 64). Dans les régions du tube plus proches des canalicules excréteurs, on rencontre des cellules contenant à la fois le produit cyanophile qui vient d'être décrit et un produit érythrophile doué des mêmes caractères morphologiques. Ce deuxième produit, rejeté dans la lumière avec des modalités strictement comparables à celle des plaquettes cyanophiles, devient progressivement prépondérant, sans que les cellules, franchement érythrophiles à l'examen au faible grossissement, soient réellement dépourvues de grains cyanophiles. Les réactions histochimiques ne font apparaître aucune différence qualitative entre ces deux produits, mais toutes les réactions des protides et celle à l'APS donnent des résultats moins intenses sur les grains cyanophiles que sur les grains érythrophiles, si bien que les deux produits restent faciles à distinguer même dans ces conditions techniques (fig. 65 et 66). Il y a lieu de signaler, en outre, que la recherche des mucines acides donne des résultats entièrement négatifs, les cellules glandulaires étant donc de type séro-muqueux. Le produit de sécrétion dont l'accumulation dans la lumière des tubes glandulaires différencie nettement *Dispholidus* des autres Colubridae pourvus de glandes de Duvernoy, forme des flaques homogènes du point de vue de la structure, mais des zones cyanophiles et érythrophiles coexistent dans certaines d'entre elles; d'une manière générale, la teinte rouge domine dans les flaques tant soit peu importantes. Ces différences d'affinités tinctoriales ne correspondent pas à des différences histochimiques, la réactivité à l'APS, à la tétrazoréaction de Danielli et au DDD étant également forte pour tout le produit intracanaliculaire; nettement plus intenses que pour les grains intracellulaires, ces réactivités traduisent probablement une certaine concentration du produit de sécrétion soit au moment de l'extrusion, soit durant son séjour dans la lumière des tubes.

Le canal excréteur quitte l'organe par son extrémité antérieure effilée. Dans son tiers rostral, la partie intraglandulaire comporte, par place, des coussinets de volumineux mucocytes (fig. 67). Le trajet extraglandulaire n'a pas été examiné.

Du point de vue anatomique, la glande de Duvernoy des sept espèces étudiées ici est d'une grande homogénéité; il y a toutefois lieu de signaler sa petite taille et sa lobulation profonde chez *Dasypeltis scabra*, ainsi que l'émergence rostrale du canal excréteur chez *Dispholidus typus*.

En ce qui concerne la constitution cellulaire, notre matériel est à classer en trois types : mixte chez *Natrix natrix*, *Natrix maura* et *Coronella austriaca*, où rares lobules muqueux participent à l'organe, la glande de Duvernoy est composée d'un seul type cellulaire, séro-muqueux, chez *Dasypeltis scabra*, *Oligodon taeniatus* et *Enhydris enhydris*. *Dispholidus typus* occupe, à cet égard, une position intermédiaire, le parenchyme glandulaire au sens strict du terme étant constitué uniquement de cellules séro-muqueuses, mais la partie intra-glandulaire du conduit excréteur comportant, par place, des coussinets de volumineux mucocytes.

De toute manière, la majorité du parenchyme glandulaire est constitué, chez les sept espèces, de cellules séro-muqueuses, APS-positives mais dépourvues de mucines acides et riches en protides. A cet égard, la glande de Duvernoy des Colubridae doit être rapprochée de la glande labiale séro-muqueuse de *Varanus salvator*, ainsi que de la glande à venin des Helodermatidae. Le produit de sécrétion de la glande à venin des Ophidiens protéroglyphes et solénoglyphes est également de type séro-muqueux, mais son mode d'élaboration et de mise en réserve diffère notablement de celui de la glande de Duvernoy. Pour celle-ci, comme nous l'avons signalé, la mise en réserve du produit de sécrétion n'existe que chez *Dispholidus typus*, espèce chez laquelle elle va de pair avec une nette concentration, donc probablement à une perte d'eau.

Source : MNHN, Paris

4. Glande à venin des Ophidiens protéroglyphes et Sélénoglyphes.

Le conduit excréteur de cette glande a été découvert par Charas (1667), le corps glandulaire par Ramby (1728), mais c'est Fontana (1781) qui en a donné la première description anatomique complète, ainsi que l'interprétation fonctionnelle exacte. Les recherches classiques dont la synthèse est faite par Phisalix (1922) ont été complétées par les publications de Wolter (1924), Radovanovic (1928); les travaux plus récents (Smith, 1942; Kochva, 1962; Gennaro et coll., 1963; Kochva et Gans, 1965 *a*; Gans et Kochva, 1965; Taub, 1965, 1966; Rosenberg, 1967), quoique d'orientation avant tout histologique, apportent quelques précisions anatomiques.

L'anatomie de la glande à venin est donc très bien connue et l'examen des espèces figurant dans le tableau I n'apporte aucun élément nouveau, si bien que tout rappel nous paraît superflu.

Comme nous l'avons signalé dans l'introduction de ce travail, la glande à venin des Serpents est la plus étudiée parmi toutes les glandes salivaires des Reptiles; à côté des techniques cytologiques classiques, de nombreuses réactions histochimiques lui ont été appliquées. Le travail de Kochva et Gans (1965 *a*), celui de Rosenberg (1967) apportent, en même temps que l'énoncé de données personnelles, une revue synthétique des acquisitions antérieure à ces dates. D'après ces auteurs, les tubes de la glande à venin sont tapissés d'un épithélium dont la hauteur varie en fonction de la réplétion de la lumière, les cellules épithéliales étant riches en ribonucléines (l'absence de toute pyroninophilie dans les conditions techniques de Kochva et Gans est certainement due à la mauvaise qualité du colorant utilisé) et pourvues d'un produit de sécrétion APS-positif, riche en groupements sulfhydrilés, colorable par le bleu de bromophénol, l'ensemble des réactions de contrôle rendant très probable la nature glycoprotidique de ce produit qui remplit également la lumière des tubules.

Conformément à toutes les descriptions de nos prédécesseurs, la glande à venin des espèces étudiées ici est composée de tubes souvent dilatés en sacs, le revêtement épithélial comportant une seule catégorie

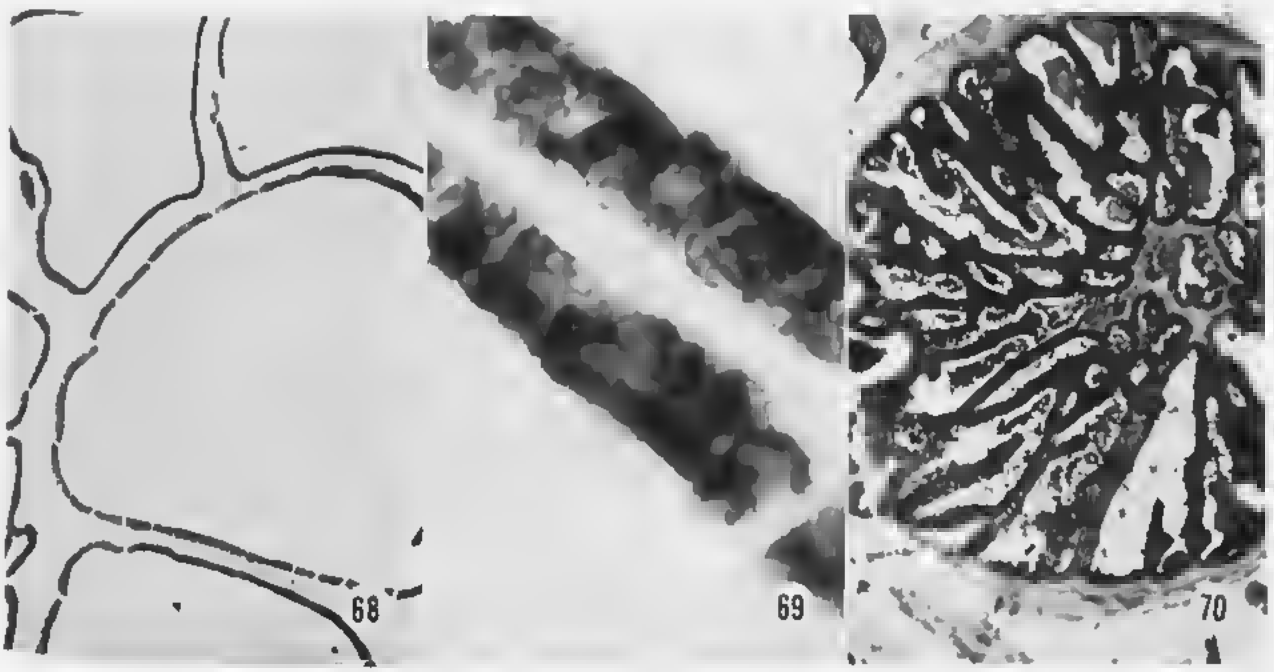


Fig. 68 et 69

Glande à venin de *Vipera aspis*. Carnoy, vert de méthyle-pyronine, écran vert, grossissements 100 (68) et 1500 (69) diamètres. Remarquer la forte pyroninophilie des cellules, signalétique de l'abondance des ribonucléines.

Fig. 70

Glande à venin de *Microcephalophis gracilis* en coupe transversale. Réaction au DDD, grossissement 100 diamètres, écran vert. Remarquer la réactivité du produit de sécrétion accumulé dans la lumière des unités sécrétrices.

Source : MNHN, Paris

cellulaire sécrétrice. Seule exception, la glande à venin des *Atractaspis* sera discutée dans un paragraphe suivant. Prismatiques ou cubiques suivant le stade du cycle sécrétoire, ces cellules glandulaires sont pourvues de noyaux régulièrement arrondis ou légèrement indentés sur coupes, situés au pôle basal ou à mi-hauteur des corps cellulaires. Les nucléoles sont nets même après emploi des colorations topographiques, sphériques et homogènes. Les cytoplasmes se montrent très riches en ribonucléines dont la présence se traduit par une très forte prise de la pyronine, de la gallocyanine et du bleu de toluidine, cette dernière coloration étant orthochromatique. Toutes ces affinités tinctoriales disparaissent après digestion par la ribonucléase et après hydrolyse chlorhydrique; il va de soi qu'elles n'existent plus après décalcification par l'acide trichloracétique.

Le produit de sécrétion, représenté dans les cellules par des grains sphériques, de taille sensiblement égale mais d'abondance extrêmement variable suivant les éléments et les individus, se montre érythrophile ou faiblement cyanophile dans les conditions techniques des trichromes usuels, cette différence d'affinité n'ayant évidemment aucune signification histochimique. La réactivité à l'APS montre une variabilité qui mérite d'être signalée (fig. 71 à 74). Très nette chez *Vipera aspis*, espèce proche de *Vipera palestinae* examinée par Kochva et Gans (1965 *a*), ainsi que chez *Crotalus atrox*, elle est bien moindre chez les autres espèces

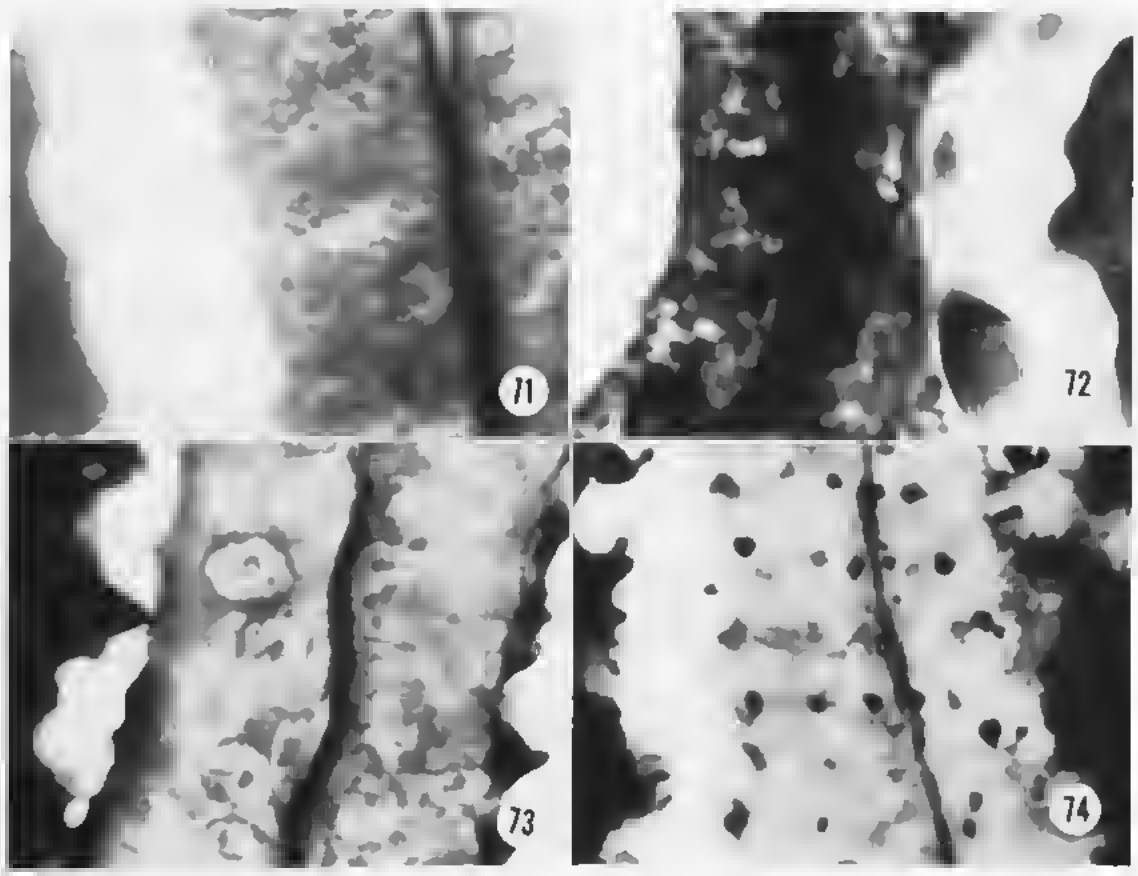


Fig. 71

Epithélium de la glande à venin de *Denisonia signata*. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 1500 diamètres, écran vert. Remarquer l'abondance des grains de sécrétion et leur faible réactivité.

Fig. 72

Même tissu de *Microcephalophis gracilis*. Même technique et même grossissement. Produit de sécrétion un peu moins abondant, mais réactivité plus forte.

Fig. 73

Même tissu de *Vipera aspis*. Même technique et même grossissement. Seule la partie toute apicale des cellules contient du produit de sécrétion fortement APS-positif.

Fig. 74

Même tissu de *Crotalus atrox*. Même technique et même grossissement. Présence, dans toutes les régions du cytoplasme, de grains rares, mais fortement APS-positifs.

Source : MNHN, Paris

étudiées. L'acétylation réversible fournit des résultats permettant d'affirmer la nature glucidique des composés réactifs, les données des colorations signalétiques et des réactions histochimiques conduisant par ailleurs à exclure la présence de mucosubstances acides. Toutes les réactions des protides utilisées ici donnent des résultats positifs sur les grains de sécrétion intracellulaires, mais l'intensité est variable suivant les espèces ou les stade du cycle sécrétoire. C'est ainsi que les teintes obtenues après réaction à l'alloxane-Schiff ou tétrazoréaction de Danielli sont très fortes chez *Denisonia signata* et assez faibles chez *Crotalus viridis*, le comportement des autres espèces étant intermédiaire entre ces deux extrêmes. Ces grains de sécrétion sont riches en protides sulfhydrilés, d'où leur coloration intense après réaction au DDD (fig. 70), la teinte d'ensemble prise par l'épithélium étant évidemment fonction de l'abondance du produit de sécrétion intracellulaire. Il n'existe pas de différence sensible entre les résultats que donne la recherche de la cystéine et ceux de la mise en évidence des protides sulfhydrilés totaux.

Le produit de sécrétion accumulé dans la lumière des tubes (fig. 75 à 78 et 80 à 82) est doué des mêmes affinités tinctoriales et caractères histochimiques que les grains de sécrétion qui viennent d'être décrits, mais,

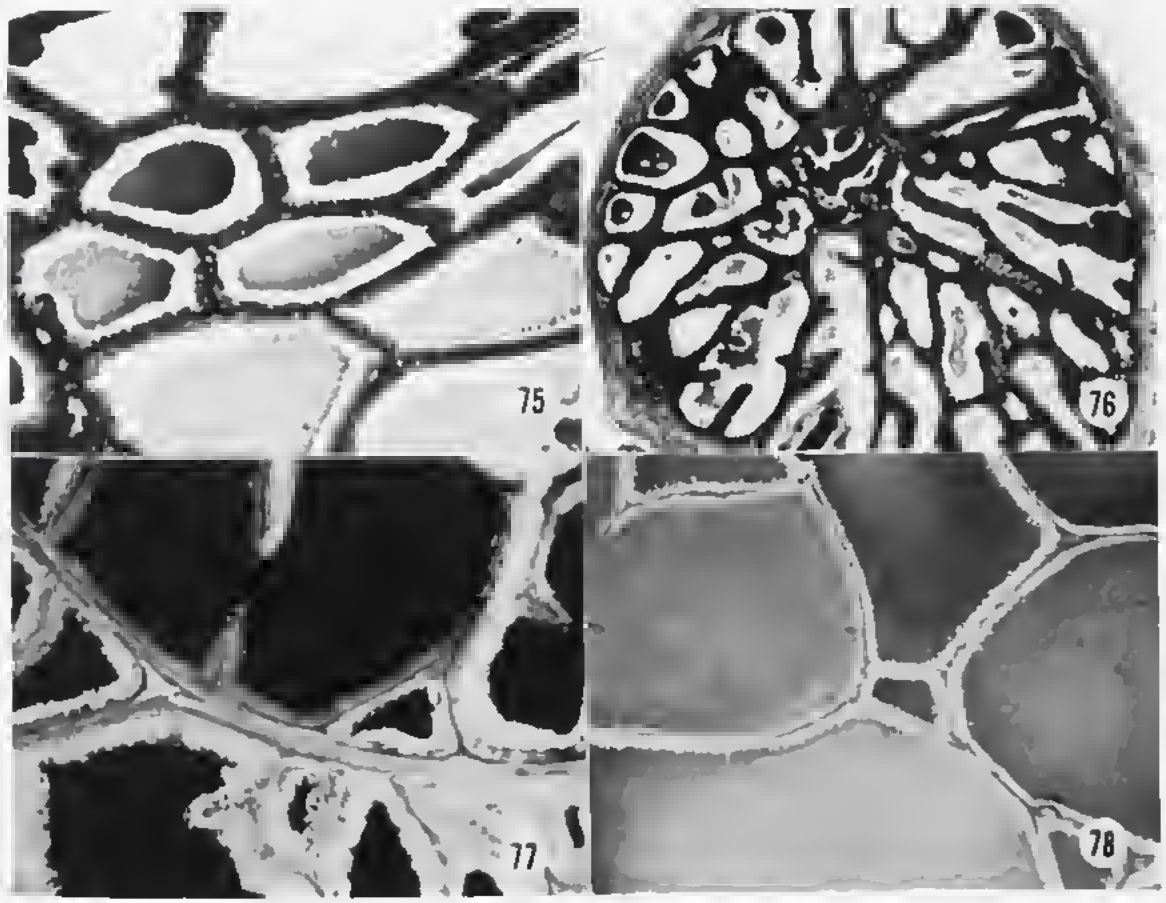


FIG. 75 à 78

Glandes à venin de *Denisonia signata* (75), *Microcephalophis gracilis* (76), *Vipera aspis* (77) et *Crotalus viridis* (78). Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 100 diamètres, écran vert. Remarquer les différences spécifiques de la réactivité du produit accumulé dans la lumière des unités sécrétrices.

dans l'ensemble, les réactivités sont plus fortes et la teneur en protides sulfhydrilés totaux dépasse nettement celle en protides contenant de la cystéine. Comme dans le cas du produit de sécrétion intracellulaire, les différences d'affinités tinctoriales constatées avec les trichromes usuels sont dépourvues de signification histochimique.

Source : MNHN, Paris

Les caractères généraux des cellules épithéliales de la glande à venin sont donc en faveur d'une élaboration riche en protides, l'abondance des ribonucléines étant une donnée histochimique particulièrement significative à cet égard. Quant aux caractères des grains de sécrétion intracellulaires et du produit accumulé dans la lumière des tubes, la présence de protides et de glucides APS-positifs, déjà signalée par Kochva et Gans, plaide en faveur de la nature glycoprotidique de ce produit de sécrétion, mais des différences importantes de sa réactivité à l'APS doivent faire admettre une certaine variabilité de la composante glucidique de ce complexe; rappelons que la faible réactivité à l'APS du produit de sécrétion de la glande à venin des Elapidae est signalée par Rosenberg (1967). L'abondance des protides à ponts disulfure semble être plus grande dans le produit de sécrétion extracellulaire que dans les grains intra-épithéliaux. Un autre indice en faveur d'une transformation chimique du produit de sécrétion après son extrusion dans la lumière des tubes est représenté par la très grande différence de la réactivité à la tétrazoréaction de Danielli des grains intracellulaires et du produit extracellulaire de la glande à venin de *Microcephalophis gracilis*; les grains intracellulaires prennent, dans les conditions techniques de cette méthode, une teinte brun clair, alors que le produit de sécrétion accumulé dans la lumière des tubes se colore en violet foncé. L'exploration systématique des préparations montre, chez toutes les espèces, des traductions d'une maturation du produit de sécrétion après son rejet dans la lumière des tubes glandulaires; il est possible que les modifications des réactions histochimiques traduisent simplement une concentration par perte d'eau.

L'importance de l'accumulation du produit de sécrétion dans la lumière des tubes glandulaires et l'absence de toute vraie mise en réserve intracytoplasmique confèrent, en somme, un caractère très particulier à la glande à venin des Ophidiens protéroglyphes et solénoglyphes. Cette remarque reste valable pour *Atractaspis*, bien que la hauteur des cellules épithéliales soit plus grande que chez les autres espèces. Du point de vue cytophysiologique, la glande à venin des Ophidiens fonctionne donc suivant des modalités très différentes de celles des autres glandes labiales spécialisées. Seule la glande de Duvernoy de *Dipholilus typus* se rapproche, à certains égards, de cette glande à venin, mais l'accumulation intracellulaire du produit de sécrétion y reste très importante.

5. Conduit excréteur de la glande à venin et glande accessoire.

Connu depuis les travaux classiques mentionnés dans le paragraphe précédent, le conduit excréteur de la glande à venin est un peu plus court chez les Elapidae et chez les Hydrophidae que chez les Viperidae. Il suit la face latérale du maxillaire supérieur pour rejoindre la base du crochet, les rapports avec l'appareil inoculateur ayant été étudiés par de nombreux anatomistes. On sait, depuis le travail *princeps* de Soubeiran (1828) que le renflement situé sur le trajet du conduit excréteur représente non un réservoir à venin, mais une glande formée de tubes dont chacun débouche dans le conduit excréteur principal. Une accumulation de tubes glandulaires riches en mucocytes a été signalée pour la première fois par Emery (1875) et retrouvée par tous les auteurs postérieurs à cette date dans la partie dorsale de la glande à venin des Elapidae et des Hydrophidae; Rosenberg (1967) rapproche explicitement cette structure de la glande accessoire de l'appareil venimeux des Viperidae. Comme le font remarquer Kochva et Gans (1967), l'appareil venimeux de *Atractaspis irregularis* ne comporte pas de glande accessoire.

L'examen de notre matériel confirme les résultats qui viennent d'être exposés et n'apporte pas de données nouvelles par rapport à eux.

Il n'existe pas de différence de structure nettement tranchée entre l'épithélium des tubes de la glande à venin et celui du conduit excréteur des Viperidae. La morphologie générale des cellules épithéliales change de façon très progressive, leur aplatissement ne devenant vraiment net qu'au delà de la glande accessoire, dans la partie rostrale du conduit. De même, les caractères histochimiques des cellules, notamment la teneur en ribonucléines, ne changent que dans cette dernière région et toutes les particularités décrites au paragraphe précédent restent valables.

Il en est tout autrement chez les Elapidae et Hydrophidae où l'ensemble du conduit excréteur, souvent dès son individualisation au sein de la partie rostrale de la glande, est tapissé d'un épithélium composé à peu près exclusivement de mucocytes; on n'y rencontre plus les cellules glandulaires séromuqueuses caractéristiques des tubes à venin, mais des cellules « horizontales » existent au contact de la membrane basale.

Source : MNHN, Paris

C'est dans la partie toute proximale des tubes glandulaires eux-mêmes que se fait, chez *Atractaspis*, le remplacement des cellules séro-muqueuses par des mucocytes; ces derniers tapissent entièrement le conduit excréteur, seules les parties rostrales de celui-ci comportant des cellules plates, relativement pauvres en mucines (fig. 86 à 88).

Du point de vue histochimique, les mucocytes du conduit excréteur de la glande à venin des Elapidae et Hydrophidae contiennnent, dans tous les cas étudiés ici, une mucine peu acide, probablement non sulfatée; cette donnée découle de la coloration jaune ou légèrement verdâtre dans les conditions techniques de la méthode de Ravetto, de l'absence de toute affinité pour le bleu alcian à bas pH et de toute métachromasie de type *gamma*, enfin du comportement lors de la méthylation réversible. Signalons par ailleurs que les cellules du conduit excréteur ne sont, dans les deux familles qui viennent d'être citées, le siège d'aucune accumulation particulière de protides.

Chez *Atractaspis* sp., la prise du bleu alcian de la méthode de Mowry sur certains mucocytes des collets et du conduit excréteur indique que des mucosubstances légèrement acides participent à la constitution du produit de sécrétion.

La glande annexe de l'appareil venimeux présente des particularités morphologiques et histochimiques dont l'énoncé est à faire dans l'ordre zoologique.

Localisée à la partie rostrale de la glande à venin et engainée par l'enveloppe conjonctive de celle-ci la glande accessoire de *Denisonia signata* est composée de tubes peu ramifiés, tapissés de cellules dont les caractères morphologiques généraux sont ceux de mucocytes (fig. 80 à 82). Quelques cellules de ce type existent également au fond des tubes de la glande venimeuse proprement dite, situés au contact de la glande annexe. L'allure générale des cellules incite au rapprochement avec les mucocytes des glandes labiales supérieures. La teinte bleue prise après coloration suivant la méthode de Ravetto et les résultats de la méthylation réversible démontrent la présence, dans ce produit de sécrétion, d'une mucosubstance fortement acide appartenant au groupe des sulfomucines; la métachromasie *gamma* après coloration au bleu de toluidine est conforme à cette interprétation.

Les deux Hydrophidae examinés ici sont pourvus d'une glande annexe anatomiquement individualisée, mais accolée à la glande à venin. Comme le signale Rosenberg (1967) le groupement des tubes glandulaires n'est pas très serré (fig. 79). Les cellules glandulaires, cylindriques ou cubiques, sont assez pauvres en un produit de sécrétion contenant une mucine peu acide, apparemment non sulfatée; rappelons que les épreuves de digestion enzymatique ont fourni à Rosenberg (1967) des indices en faveur de la présence, chez *Laticauda colubrina* et *Pelamys platurus*, de sialomucines.

Chez *Vipera aspis*, la glande annexe est constituée par des diverticules du canal excréteur en forme de tubes allongés et peu ramifiés (fig. 83); l'ensemble est entouré d'une gaine conjonctive en continuité avec celle du conduit excréteur. Le tissu conjonctif intertubulaire est peu développé mais il existe, dans la partie antérieure, des cellules myo-épithéliales; la présence de ces éléments a été découverte, chez *Vipera palestinae*, par Kochva et Gans (1965 *a*). Ces auteurs semblent être les premiers à avoir affirmé formellement la dualité histologique de la glande accessoire des Viperidae, donnée que nous sommes en mesure de confirmer entièrement. En effet, les tubes de la région postérieure et dorsale sont constitués presqu'exclusivement par un épithélium identique à celui du canal excréteur et seul le fond des tubes glandulaires contient de rares mucocytes. Dans la zone antérieure, beaucoup plus étendue, les mucocytes apparaissent à proximité du débouché des tubes et deviennent rapidement majoritaires (fig. 84). Contrairement aux données obtenues par Kochva et Gans sur d'autres espèces, le produit de sécrétion de la zone postéro-dorsale de l'organe ne contient pas de mucosubstances acides, excepté les rares mucocytes classiques du fond des tubes. Une mucine peu acide, colorée en jaune par la méthode de Ravetto, en bleu pâle par le bleu alcian employé seul, APS-positive et dépourvue de métachromasie *gamma*, représente le produit de sécrétion de la partie antérieure de la glande accessoire. La perte de tous les caractères anioniques qui viennent d'être énoncés après méthylation, la saponification ne les rétablissant pas, incite à rapprocher cette mucine des sulfomucines peu acides signalées par Spicer (1963) dans certaines glandes salivaires des Mammifères. Nos données ne permettent pas de se prononcer quant à la présence, chez *Vipera aspis*, de sialomucines, composés décelés, chez *Vipera palestinae*, par Kochva et Gans (1966 *a*, b).

Nos données concernant la glande accessoire de l'appareil venimeux de *Crotalus viridis* et *C. atrox* (fig. 85) confirment, en ce qui concerne l'anatomie microscopique, les résultats de Gennaro et *al.* (1960,

Source : MNHN, Paris

1963), Kochva et Gans (1966), Odor (1965), Odor et Gennaro (1960). La distinction d'une partie postérieure histologiquement comparable au conduit excréteur et d'une partie antérieure très riche en mucocyte est, toutefois, moins nette que chez *Vipera aspis*. Les deux types cellulaires qui viennent d'être évoqués existent dans les deux parties de la glande, l'abondance relative des mucocytes étant beaucoup plus grande dans la partie antérieure que dans la partie postérieure. Les caractères histologiques généraux des cellules et leurs particularités infrastructureales ont été énoncés dans les travaux qui viennent d'être cités. Du point de vue histochimique, nos données, obtenues sur *Crotalus viridis* et *C. atrox*, sont en accord avec celles de Kochva et Gans en ce qui concerne la présence, dans les cellules de la partie postérieure, d'une certaine accumulation de protides histochimiquement décelables; la recherche des polysaccharides nous a donné, au contraire, des résultats négatifs. Les mucocytes de la partie antérieure contiennent, chez *Crotalus viridis* et dans nos conditions techniques, une mucine moins acide que chez les espèces étudiées par Kochva et Gans. En effet, la teinte obtenue après coloration suivant Ravetto, est franchement jaune, il n'existe aucune affinité pour la fuchsine-paraldéhyde lorsque les coupes n'ont pas subi d'oxydation préalable, l'affinité pour le bleu alcian est très faible dans les conditions de la méthode de Mowry, disparaît après méthylation et réapparaît après saponification des coupes méthylées. Il n'existe donc, chez *Crotalus viridis*, aucun argument d'ordre histochimique en faveur de la présence de sulfomucines.

La comparaison des résultats concernant le conduit excréteur de la glande à venin et la glande accessoire fait donc apparaître un certain nombre de caractères communs. En dépit de différences anatomique suivant les familles, le conduit excréteur n'acquiert des caractères cytologiques et histochimiques propres que dans la partie rostrale de son trajet, les portions caudales étant tapissées d'un épithélium pourvu de tous les caractères histologiques des tubes venimeux. D'autre part, des mucocytes ne sont inclus dans l'épithélium du conduit excréteur au sens strict du terme que chez les Elapidae et les Hydrophidae, familles généralement considérées comme étant moins spécialisées que les Viperidae.

Le trait commun de la glande accessoire, anatomiquement individualisée ou non, suivant les familles, est le développement de diverticules du conduit excréteur très riches en mucocytes. Il existe, certes, des différences histochimiques entre les mucines décelées chez les espèces étudiées, mais celles-ci ne dépassent

Fig. 79

Glande accessoire de l'appareil venimeux de *Lampropeltis calligaster*. Trichrome en un temps, grossissement 150 diamètres, écran vert. Remarquer l'individualité anatomique de la glande, composée uniquement de mucocytes.

Fig. 80

Même organe de *Denisonia signata*. Trichrome en un temps, grossissement 100 diamètres, écran vert. Remarquer l'érythrophilie du produit de sécrétion de la glande à venin (à droite) et le caractère muqueux de la glande accessoire (à gauche); le conduit excréteur de la glande à venin apparaît au centre de la figure.

Fig. 81

Coupe voisine de la précédente. Réaction au DDD; même grossissement. Remarquer la réactivité du produit de sécrétion de la glande à venin et de certaines cellules du collecteur; absence de réactivité dans la glande accessoire (à gauche).

Fig. 82.

Coupe voisine de la précédente. Réaction PAS-hématoxyline-picro-indigocarmin; même grossissement. Remarquer la réactivité intense du produit de sécrétion de la glande accessoire (à gauche).

Fig. 83

Glande accessoire de l'appareil venimeux de *Vipera aspis*. Trichrome en un temps, grossissement 100 diamètres, écran vert. Remarquer la présence de tubes mixtes, contenant des cellules séro-muqueuses.

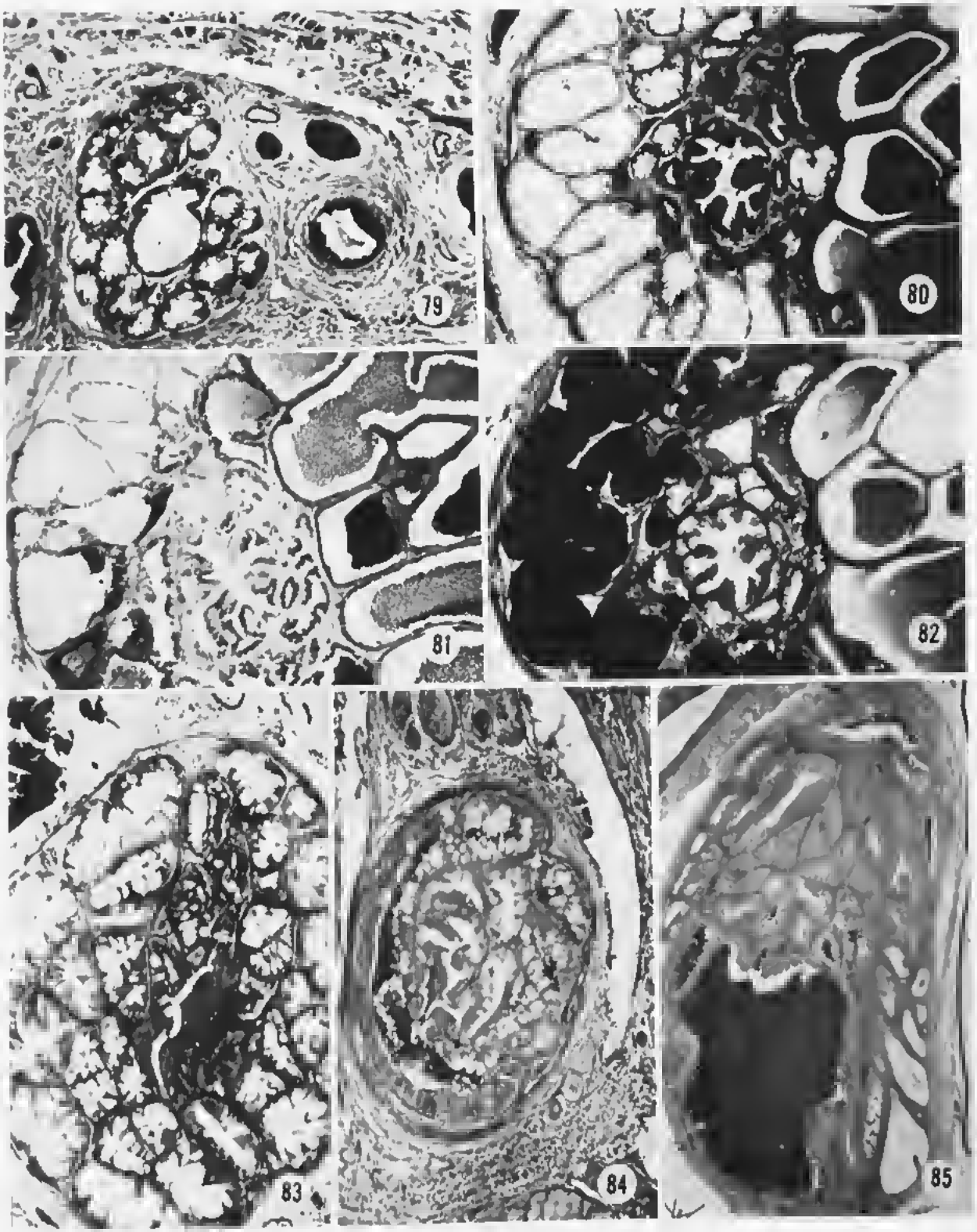
Fig. 84

Même organe, coupe plus proche de l'extrémité rostrale que la précédente. Réaction à l'alloxane-Schiff, grossissement 100 diamètres, écran vert. Remarquer la rareté, dans les tubes de la glande accessoire, des cellules séro-muqueuses.

Fig. 85

Même organe de *Crotalus atrox*. Réaction au DDD, grossissement 100 diamètres, écran vert. Remarquer la réactivité du produit dans la lumière du conduit excréteur de la glande à venin (angle inférieur gauche) et de certains tubes de la glande accessoire.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

pas les différences interspécifiques bien connues pour d'autres glandes salivaires. Il paraît donc légitime d'admettre l'homologie et la signification fonctionnelle identique des diverticules muqueux du conduit excréteur, inclus dans la portion rostrale de la glande à venin des Elapidae d'une part, des glandes accessoires anatomiquement individualisées des Hydrophidae et des Viperidae, d'autre part. Les expériences toxicologiques de GENNARO et collaborateurs (1963) montrent que le produit de sécrétion de la glande accessoire de *Ancistrodon piscivorus* est dépourvu de toxicité particulière pour la Souris albinos, mais qu'il accroît nettement la toxicité des extraits de la glande à venin proprement dite. La présence, dans la glande accessoire de sialomucines est en accord avec les résultats obtenus grâce à l'étude des glandes salivaires d'un grand nombre de Vertébrés; elle reçoit une confirmation biochimique du fait des recherches de BRAGANCA et PATEL (1965), identifiant de l'acide neuraminique dans le venin de *Naja naja*.

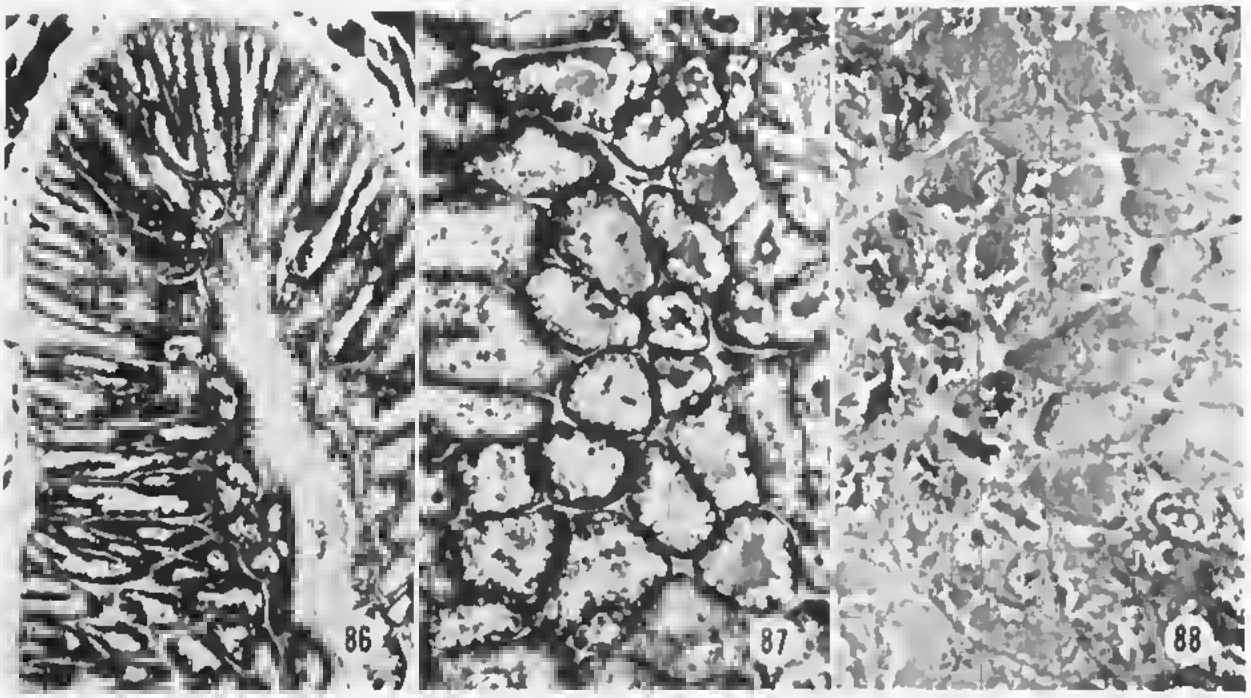


FIG. 86 à 88

Glande à venin d'*Atractaspis* sp. Fig. 86. Trichrome en un temps, grossissement 50 diamètres, écran vert. Remarquer le collecteur central et les collets muqueux des tubes glandulaires. Fig. 87. Détail d'une coupe de la même série, 150 diamètres. Remarquer les tubes glandulaires (à gauche) et les collets muqueux (à droite), coupés transversalement. Fig. 88. Coupe voisine de la précédente. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 150 diamètres. Remarquer les collets muqueux à gauche et les tubes glandulaires à droite.

La glande à venin de *Atractaspis* a, certes, les caractères morphologiques généraux de cet organe chez les Viperidae, à savoir une structure tubuleuse effacée du fait que la lumière des tubes glandulaires et celle du collecteur central servent de réservoir à venin; elle pourrait donc être considérée, à cet égard, comme très spécialisée (fig. 86). Mais toute la partie intraglandulaire du collecteur principal et les segments proximaux des tubes glandulaires sont tapissés d'un épithélium muqueux (fig. 87 et 88) et ce caractère, rappelant la dualité histologique des glandes labiales mixtes et de la glande de Duvernoy de certains Colubridae, va de pair avec l'absence de toute glande accessoire individualisée. Du point de vue anatomique, les « collets » muqueux des tubes glandulaires sont le siège d'un rétrécissement sensible de la lumière et du diamètre global.

Source : MNHN, Paris

Dans l'ensemble, l'étude histologique comparée montre l'existence, dans la partie glandulaire de l'appareil venimeux des Ophidiens protéroglyphes et solénoglyphes, de deux catégories cellulaires dont l'une correspond à des cellules séro-muqueuses très riches en protides et l'autre à des cellules muqueuses banales qui ne présentent aucune différence notable par rapport aux mucocytes des glandes labiales.

D. *Discussion.*

Glandes labiales classiques.

L'étude des glandes labiales classiques fait donc apparaître une incontestable homogénéité à l'échelle de l'espèce. Du point de vue ontogénique, ces glandes dérivent dans tous les cas étudiés à ce jour, de territoires comparables entre eux (Bolk, 1910/1911; Woerdemann, 1921; Fahrenholz, 1937), puisque la crête glandulaire donnant naissance aux glandes dentales et les bourgeons épidermiques qui forment les glandes labiales *sensu stricto* sont très proches les uns des autres. La continuité des massifs labial supérieur et inférieur est nette chez les Ophidiens où ils atteignent un développement égal. L'anatomie microscopique ne montre que rarement des différences importantes entre glandes labiales supérieures et inférieures d'une espèce, lorsque leur développement est comparable. Encore plus nette est l'homogénéité de la constitution cellulaire. Mis à part les cas d'atrophie d'un territoire, fréquents chez les Sauriens, les mêmes types cellulaires peuvent être identifiés dans les glandes labiales classiques des deux maxillaires. Cette homogénéité morphologique indique clairement une communauté de fonction des différentes parties du massif labial chez une espèce donnée.

Mis à part *Sphenodon punctatus*, espèce dépourvue de glandes salivaires anatomiquement individualisées, la similitude morphologique des glandes labiales classiques à travers tout l'ordre des Lépidosauriens est grande, le type fondamental étant celui de glandes tubulo-acineuses muqueuses, gardant leur individualité au sein du massif et débouchant dans le vestibule buccal par des conduits excréteurs propres.

L'étude comparée montre que les différences suivant la position systématique des animaux sont loin d'atteindre celles qui apparaissent à l'examen d'autres organes. Il est, certes, vrai que les glandes labiales supérieures manquent souvent chez les Sauriens et que leur développement n'atteint jamais celui des mêmes organes chez les Ophidiens ou les Amphisbaeniens, mais des différences morphologiques autrement plus considérables entre les représentants de ces groupes font passer au second plan celles que nous venons de signaler. A côté de nombreuses données au sujet desquelles nous n'avons pas à nous étendre ici, l'étude comparée des glandes labiales classiques apporte donc un argument en faveur de l'origine monophylétique des Squamata.

Parmi les Sauriens, seul l'infra-ordre des Iguania est caractérisé par la présence fréquente de glandes labiales supérieures; les espèces examinées à ce jour ne sont pas suffisamment nombreuses pour permettre une discussion détaillée, mais il nous faut signaler que le genre *Anolis*, particulier à bien des égards, se singularise également par l'absence de glandes labiales supérieures.

Dans le groupe des Ophidiens, les Typhlopidae et les Leptotyphlopidae, bien que différents entre eux, se distinguent des autres Serpents par des massifs labiaux supérieurs souvent volumineux, mais localisés à la région antérieure de la tête.

Cette étude comparée montre, au contraire, d'importantes différences histologiques selon la position systématique des animaux étudiés.

Le mucocyte classique semble représenter le type cellulaire fondamental des glandes labiales des Lépidosauriens et la comparaison de ces éléments chez des espèces diverses ne fait apparaître que des différences mineures en ce qui concerne la morphologie générale et l'acidité des mucines élaborées.

A côté de ces mucocytes, les glandes labiales classiques d'un grand nombre d'espèces comportent une deuxième catégorie cellulaire, élaborant également une mucine plus ou moins aride, mais caractérisées, en outre, par la présence dans le produit de sécrétion d'une quantité non négligeable de protides histochimiquement décelables, si bien que les techniques utilisées ici assurent un très bon contraste entre ces deux

Source : MNHN, Paris

catégories cellulaires. Mis à part le cas de beaucoup d'Iguania et de *Cnemidophorus tigris*, où elles sont fortement majoritaires ou seules présentes, les cellules muco-séreuses restent moins nombreuses que les mucocytes classiques. A côté des espèces qui viennent d'être citées, on rencontre des cellules muco-séreuses chez tous les Anguimorpha, tous les Booidea et la plupart des Colubroidea examinés en vue de ce travail. Le plus souvent, elles siègent de préférence dans la partie profonde des unités sécrétrices, mais il existe des exemples de répartition assez régulière à travers tout l'épithélium glandulaire, notamment chez les Boidae.

La troisième catégorie cellulaire des glandes labiales classiques, à savoir les cellules séro-muqueuses, est représentée par des éléments riches en protides, APS-positifs, mais ne contenant pas de mucines acides. Ces cellules, correspondant aux cellules « séreuses » des anciens auteurs, ne sont décrits que chez les Anguidae et les Anniellidae parmi les Sauriens, les Typhlopidae, les Leptotyphlopidae et des Colubridae parmi les Ophidiens. Dans cette dernière famille, leur répartition a été étudiée en détail par Taub (1967); parmi les 180 espèces examinées par cet auteur, certaines, non pourvues de glande de Duvernoy, possèdent des cellules « séreuses » dans les glandes labiales classiques, mais d'autres sont caractérisées par la coexistence de ces cellules et d'une glande de Duvernoy bien individualisée. Dans la très grande majorité des cas, les cellules séro-muqueuses occupent le fond des unités sécrétrices; parmi les espèces étudiées dans ce travail, *Gerrhonotus multicarinatus* représente la seule exception. Taub (1967) signale une disposition très particulière de ces cellules chez *Xenodermus javanicus*, à savoir l'existence de cordons qui alternent régulièrement avec des cordons purement muqueux à travers tout le massif labial supérieur. Signalons à ce sujet que l'examen de notre matériel ne nous a jamais montré de différence entre la répartition des cellules érythrophiles dans les massifs labial supérieur et inférieur des Ophidiens.

Des cellules séro-muqueuses n'existent, en somme, que dans les glandes labiales classiques de Sauriens et d'Ophidiens appartenant à des groupes zoologiques où se manifeste, par ailleurs, une tendance très nette à la différenciation de glandes labiales spécialisées, également de type séro-muqueux. C'est ainsi que leur présence, chez les Anguidae et les Anniellidae, est à rapprocher de l'existence, chez les Helodermatidae et les Varanidae, d'une volumineuse glande monostomatique, représentant du point de vue anatomique une glande dentale inférieure et du point de vue histologique une glande à très forte prédominance de cellules séro-muqueuses. De même, l'existence de cellules érythrophiles dans les glandes labiales classiques des Colubridae va de pair avec la tendance à la différenciation en glande de Duvernoy d'une glande dentale supérieure. Il y a lieu d'insister, au contraire, sur l'absence de cellules séro-muqueuses dans les massifs labiaux des Elapidae, Hydrophidae et Viperidae, animaux pourvus d'une véritable glande à venin, histologiquement très différente de la glande de Duvernoy. Rappelons, par ailleurs, que les caractères histologiques des cellules séro-muqueuses labiales évoquent de très près ceux des éléments formant les glandes spécialisées qui viennent d'être citées; ces caractères sont souvent rigoureusement identiques lorsque la coexistence des deux types de formation permet la comparaison à l'échelle d'une même espèce. Tout au plus, les cellules séro-muqueuses sont-elles parfois un peu plus petites et un peu moins riches en produit de sécrétion que leurs homologues de la glande de Duvernoy. Malgré l'absence de recherches pharmacodynamiques portant sur les glandes labiales classiques, la similitude morphologique de ces cellules séro-muqueuses avec celles des glandes spécialisées dont la fonction venimeuse est bien établie, plaide en faveur d'une similitude fonctionnelle. C'est ainsi que l'abondance des cellules érythrophiles dans les glandes labiales classiques des Anguidae et des Anniellidae évoque l'idée d'une fonction venimeuse, d'autant que l'existence de dents sillonnées est connue non seulement chez l'Héloderme, mais également chez l'Orvet (Phisalix, 1922) [voir à ce sujet Raynaud, 1961].

Dans les conditions techniques de notre travail, les Iguania et *Varanus salvator* sont les seuls Lépidosauriens à nous avoir montré, parmi les glandes labiales classiques, la coexistence de glandes dentales et labiales *sensu stricto*. Fait important, les deux groupes de glandes diffèrent toujours par des caractères morphologiques généraux (taille des cellules, affinités tinctoriales des cytoplasmes, aspect du produit de sécrétion), même lorsque les caractères histochimiques sont très voisins. Dans le cas contraire, les cellules les plus riches en protides sont toujours localisées dans les glandes labiales proprement dites.

Certaines des glandes labiales individualisées par divers auteurs ne se distinguent guère des labiales classiques que par leur emplacement. C'est le cas de la glande temporale antérieure de nombreux Booidea et de quelques Colubridae, qui représente simplement la dernière glande du massif labial supérieur, un peu plus développée en profondeur et revenant vers l'avant, si bien qu'un rideau de tissu conjonctif et un tendon séparent le corps de l'organe des glandes labiales classiques les plus proches. De plus, l'orifice du canal excré-

Source : MNHN, Paris

teur de la glande temporale antérieure ou d'une ou deux petites glandes voisines paraît souvent situé en position médiale par rapport à ceux de la rangée des labiales. Mais il convient de rappeler l'extrême similitude histologique de toutes ces formations, chez une même espèce.

La glande temporo-mandibulaire des Typhlopidae ne représente rien d'autre que la partie postérieure, nullement différenciée, du massif labial inférieur et, comme l'avaient déjà souligné SMITH et BELLAIR (1944) et HAAS (1964), elle ne mérite pas d'être individualisée.

Au contraire, la glande postérieure des Viperidae, anatomiquement semblable aux autres glandes labiales supérieures, en diffère par des caractères histologiques. Des cellules muco-séreuses, très pauvres en produit de sécrétion intracellulaire, constituent la presque totalité des dernières glandes du massif labial supérieur de *Crotalus atrox*, mais n'occupent que certains lobes de ces mêmes formations chez *Vipera aspis*. Des recherches ultérieures seront nécessaires avant de décider s'il s'agit d'un type cellulaire particulier, ou seulement des cellules muco-séreuses banales des autres glandes labiales, mais plus ou moins hypertrophiées et fortement dégranulées.

GLANDES LABIALES SPÉCIALISÉES.

L'étude comparée des caractères morphologiques des glandes labiales spécialisées des Lépidosauriens fait apparaître deux tendances évolutives essentiellement différente, l'une étant représentée par la glande labiale séro-muqueuse de *Varanus salvator*, la glande à venin des Helodermatidae et la glande de Duvernoy des Colubridae, l'autre par la glande à venin des Ophidiens protéroglyphes et solénoglyphes. L'interprétation fonctionnelle de la glande séro-muqueuse de *Varanus salvator* est réservée aux travaux futurs; dans les trois autres cas, il existe soit des indications, soit de nombreuses preuves en faveur d'une fonction venimeuse. En dépit de la similitude des effets pharmacodynamiques du produit de sécrétion, observés dans tous les cas étudiés à cet égard, le mécanisme de la sécrétion et de la mise en réserve est très différent dans les deux groupes.

La glande séro-muqueuse de *Varanus salvator*, la glande à venin des Helodermatidae et la glande de Duvernoy des Colubridae relèvent, certes, de territoires différents, les deux premières étant des glandes dentales inférieures, la troisième une glande dentale supérieure, mais à cette différence d'emplacement s'opposent de nombreuses similitudes morphologiques. Il s'agit, dans tous les cas, de glandes tubuleuses, les unités sécrétrices étant souvent renflées en sacs, mais sans qu'il y ait de segment intercalaire interposé entre elles et le système canaliculaire. Le degré d'évolution le plus élevé qu'est le caractère monostomatique se trouve réalisé dans tous les cas connus ici, à l'exception de *Heloderma suspectum*. Il y a toutefois lieu de signaler que l'absence de données concernant l'ontogenèse des glandes labiales spécialisées de *Varanus salvator* et des Helodermatidae interdit toute comparaison embryologique avec la glande de Duvernoy dont la genèse à partir d'une ébauche unique est bien démontrée pour *Telescopus fallax* (KOCHVA, 1966); l'hypothèse d'une coalescence de plusieurs ébauches est peu probable pour *Varanus salvator*, mais ne peut pas être écartée pour *Heloderma horridum*, d'autant que la division en lobes de l'organe, anatomiquement bien individualisé, reste très nette chez l'adulte. Du point de vue de la composition cellulaire, les unités sécrétrices ne contiennent, chez ces deux espèces, que des cellules séro-muqueuses; seule la présence de mucocytes ou de cellules muco-séreuses dans le système canaliculaire pourrait faire envisager le caractère mixte de ces glandes. Dans le cas de la glande de Duvernoy, il existe tous les intermédiaires entre la glande réellement mixte, pourvue d'unités sécrétrices séro-muqueuses *et* muqueuses d'une part, la glande purement séro-muqueuse dont même le conduit excréteur ne comporte pas de mucocytes d'autre part. Les caractères cytologiques des cellules séro-muqueuses et les modalités de l'élaboration ainsi que de l'accumulation du produit de sécrétion sont identiques aux phénomènes se déroulant dans les cellules de même type situées dans les glandes labiales classiques. Mis à part le cas de *Dispholidus typus*, l'accumulation intracellulaire du produit de sécrétion l'emporte de loin sur sa mise en réserve dans la lumière canaliculaire.

La glande à venin des Ophidiens protéroglyphes et solénoglyphes est, elle aussi, une glande dentale supérieure, l'étude du développement embryonnaire prouvant, comme pour *Telescopus fallax*, qu'elle dérive d'une ébauche unique. Mais de nombreuses différences morphologiques la séparent des glandes envisagées dans l'alinéa précédent. La partie muqueuse de l'arbre canaliculaire est concentrée soit en quelques tubes groupés à l'extrémité rostrale du massif glandulaire (Elapidae), soit en une glande accessoire anatomique-

Source : MNHN, Paris

ment individualisée, proche (Hydrophidae) ou écartée (Viperidae) du massif glandulaire *sensu stricto*. Cette « glande accessoire » représente, en somme, l'équivalent des mucocytes canaliculaires de la glande à venin des Hélodermes ou de la glande de Duvernoy d'un certain nombre de Colubridae, son individualité anatomique étant à l'origine d'études et de discussions disproportionnées avec la portée réelle de l'organe. Le bien-fondé de cette interprétation est illustré par le cas particulier de *Atractaspis* où les mucocytes, éléments essentiels de la glande accessoire, sont éparpillés non seulement dans tout l'épithélium du conduit excréteur, mais également dans la partie adjacente des unités sécrétrices. Le parenchyme glandulaire à proprement parler présente des différences anatomiques suivant les espèces, mais offre un caractère commun, à savoir l'accumulation intracanaliculaire d'un produit de sécrétion dont la mise en dépôt intracellulaire est insignifiant et transitoire. Il en résulte que la morphologie même du système canaliculaire est profondément modifiée, la lumière des tubes atteignant des dimensions jamais réalisées dans les autres glandes labiales spécialisées. Les cellules glandulaires sont, certes, douées de tous les caractères morphologiques et histochimiques de la cellule glandulaire séro-muqueuse classique, depuis la taille et l'aspect du noyau jusqu'à l'abondance des ribonucléines histochimiquement décelables au sein des cytoplasmes, sans que les grains de sécrétion du pôle apical atteignent jamais une abondance notable. Certaines particularités histochimiques, mentionnées dans un paragraphe précédent, incitent à l'hypothèse suivant laquelle le produit de sécrétion pourrait acquérir ses caractères chimiques définitifs après l'extrusion, ce qui conduirait à une mise en parallèle avec le fonctionnement de la glande thyroïde.

Source : MNHN, Paris

II. GLANDES DE LA CAVITÉ BUCCALE

(Pl. 1, fig. K à M; pl. 2, fig. A à N).

A. *Glandes palatines.*

Les glandes palatines sont, dans l'ensemble, moins bien représentées que les autres formations glandulaires étudiées ici; elles font entièrement défaut chez les Ophidiens et leur répartition chez les autres Lépidosauriens est très irrégulière, mais homogène à l'échelle de la famille.

Il résulte de la revue de FAHRENHOLZ (1937) que les auteurs classiques ne se sont préoccupés que de problèmes à proprement parler anatomiques, notamment du classement en territoires des glandes palatines suivant l'emplacement des orifices excréteurs. D'après les anciennes descriptions, le caractère « muqueux » de ces glandes est très généralement admis, sans que les auteurs apportent des précisions sur leur structure.

La diversité morphologique, suivant la position systématique des animaux, impose l'exposé de nos résultats en suivant l'ordre zoologique et en associant les données anatomiques et celles qui relèvent de l'histologie.

Les glandes palatines des Gekkonidae et des Pygopodidae sont bien développées et correspondent à la disposition schématique, à savoir deux massifs latéraux, allongés et confluents à l'extrémité rostrale, ainsi qu'un massif impair et médian (fig. 89); chez les animaux adultes, il n'existe aucune trace d'une éventuelle fusion de deux massifs parasagittaux. Chacun des trois massifs est constitué de glandes tubuleuses relativement longues et moins ramifiées que les tubes des glandes sublinguales. L'épaisseur de la couche glandulaire est plus grande dans le massif médian que dans les massifs latéraux. La constitution cellulaire des tubes varie quelque peu suivant les espèces. Chez *Hoplodactylus pacificus*, la partie proche de l'orifice d'abouchement est caractérisée par l'étroitesse de la lumière, les cellules qui la bordent étant cubiques ou prismatiques. Dans le reste de l'unité sécrétrice, elles font place à de hautes cellules prismatiques, la lumière s'élargissant notablement. Les caractères histochimiques du produit de sécrétion qui occupe toute la partie supra-nucléaire des corps cellulaires, montre qu'il s'agit de cellules muco-sérenses. En effet, ce produit est moyennement riche en protides, nettement APS-positif, la recherche des mucines acides donnant, par ailleurs, des résultats positifs. L'exploration des préparations colorées par la méthode de Ravetto montre que l'acidité de la mucine augmente progressivement depuis le fond des tubes glandulaires jusqu'à l'orifice d'abouchement. Les caractères histologiques généraux des glandes palatines de *Tarentola mauritanica* sont proches de ceux qui viennent d'être décrits, mais on distingue plus nettement un segment initial, rétréci, une partie moyenne, dilatée en sac et un long segment terminal, à lumière plus étroite que celle de la partie moyenne (fig. 91). Toutes les cellules glandulaires sont de type muco-séreux, assez riches en protides. Dans la partie initiale, les cellules sont hautes, à noyaux proches du pôle basal, la mucine présente dans le produit de sécrétion étant très acide, colorée en bleu par la méthode de Ravetto et faiblement APS-positive. Les cellules cubiques, à noyaux basaux, caractéristiques de la partie renflée en sac, contiennent également une mucine très acide, mais la réactivité à l'APS est forte. Dans la partie terminale, les cellules redeviennent prismatiques, mais l'acidité du produit de sécrétion, fortement APS-positif, est moindre que dans les autres segments, d'où sa teinte jaune sur préparations colorées par la méthode de Ravetto. La différenciation des unités sécrétrices

Source : MNHN, Paris

en segments est moins nette chez *Lialis burtonis* que chez les espèces qui viennent d'être décrites; des cellules séreuses, APS-négatives et modérément riches en protides, prédominent dans l'épithélium sécréteur. A côté d'elles, on rencontre d'assez rares cellules muco-séreuses caractérisées par la présence, dans le produit de sécrétion, de protides et d'une mucine assez peu acide, colorée en jaune par la méthode de Ravetto. *Delma fraseri* est pourvue de glandes palatines composées uniquement de cellules muco-séreuses, la mucine étant peu acide mais les protides plus abondants que chez *Lialis burtonis*.

Chez *Xantusia henshawi* les glandes palatines sont moins développées que celles des Gekkonidae et des Pygopodidae, mais on reconnaît néanmoins trois massifs, l'un, impair et médian, se trouvant entre l'orifice de l'organe de Jacobson et la fente naso-palatine, unique et médiane chez cette espèce, alors que les deux autres, pairs et symétriques, bordent latéralement cette dernière fente (fig. 100). Les trois massifs sont constitués de cryptes muqueuses, assez profondes, larges et très peu ramifiées. Les cellules glandulaires ont tous les caractères morphologiques du mucocyte classique; l'histochimie montre qu'il s'agit de cellules muqueuses dont le produit de sécrétion, dépourvu de protides, est riche en une mucine peu acide et fortement APS-positive.

Parmi les Iguania, les Iguanidae et les Agamidae examinés ici sont caractérisés par le faible développement des glandes palatines, réduites à des cryptes peu profondes siégeant aux emplacements habituels; cette réduction va jusqu'à la quasi-absence des glandes palatines chez *Phrynosoma m'calli*. Du point de vue des caractères histochimiques du produit de sécrétion, il y a lieu de signaler la présence, chez les Iguanidae, d'une petite quantité de protides et d'une mucine moyennement acide, ce qui correspond au type muco-séreux. Chez les Agamidae, le produit de sécrétion est APS-positif, mais dépourvu de mucines acides et contient des protides, d'où le classement de ces cellules dans le groupe séro-muqueux. *Brookesia spectrum* est pourvu de glandes palatines représentées par des tubes glandulaires assez profonds mais peu ramifiés, commençant en arrière du plan transversal défini par la commissure des lèvres sous forme de quatre rangées longitudinales, deux médianes et deux latérales, symétriques par rapport au plan sagittal. Dans la partie aborale, les cryptes, uniquement composées de cellules muco-séreuses, fortement APS-positives, jaunes à la méthode de Ravetto et contenant des protides, dominent très largement, quelques cryptes proches de la ligne médiane étant constituées de cellules séreuses, APS-négatives (fig. 94). En allant vers l'avant, on constate une extension importante des cryptes séreuses, celles qui sont formées de cellules muco-séreuses étant en quelque sorte repoussées latéralement; elles disparaissent dans la région rostrale, si bien que l'ensemble des massifs est constitué de cellules dont les caractères histochimiques ont subi un changement progressif par rapport à ceux des massifs séreux aboraux. En effet, si la teneur en protides histochimiquement décelables est aussi élevée que dans cette zone, la réaction à l'APS est un peu plus forte et une teinte jaune pâle, légère mais indiscutable, existe sur les préparations traitées par la méthode de Ravetto; il s'agit donc de cellules muco-séreuses, la mucine étant peu acide et très peu abondante. Signalons en outre l'existence, dans la zone des choanes, au bord inférieur de la cloison nasale très peu saillante, d'un petit massif médian composé uniquement de quelques tubes tapissés de cellules séreuses.

Parmi les Lacertoidea figurant dans le tableau 1, *Lacerta muralis* est dépourvu de glandes palatines individualisées. Chez *Cordylus cordylus*, ces formations sont représentées par quelques petites cryptes muqueuses sur le bord externe des choanes, ainsi que par deux rangées latérales de glandes tubuleuses assez profondes, mais peu ramifiées, qui convergent à l'extrémité rostrale. Les glandes de ces deux rangées sont composées exclusivement de cellules muco-séreuses assez riches en protides, la mucine étant franchement acide, bleue à la méthode de Ravetto. Chez *Gerrhosaurus flavigularis*, la morphologie générale des glandes est identique à celle de l'espèce précédente, mais l'épithélium glandulaire est tapissé exclusivement de cellules muqueuses, sécrétant une mucine acide. Les glandes palatines de *Cnemidophorus tigris* sont représentées d'une part par une série de tubes glandulaires peu profonds et assez peu ramifiés, parallèles à l'arcade dentaire supérieure, d'autre part par trois à cinq rangées de glandes un peu plus profondes que les précédentes, siégeant sur le palais lui-même (fig. 90). Les séries latérales s'arrêtent au niveau du milieu de la fente des choanes, les séries centrales avant l'orifice de l'organe de Jacobson; la partie rostrale du plafond buccal est donc entièrement dépourvue de glandes. L'épithélium glandulaire est constitué uniquement de cellules muqueuses, à mucine peu acide.

Chez les Scincidae il existe, de part et d'autre des choanes, un petit massif ovoïde, bien individualisé et polystomatique (fig. 93), composé de tubes glandulaires ramifiés, le produit de sécrétion étant très fortement APS-positif, mais dépourvu de mucines acides et riche en protides; il s'agit donc de cellules séro-muqueuses,

Source : MNHN, Paris

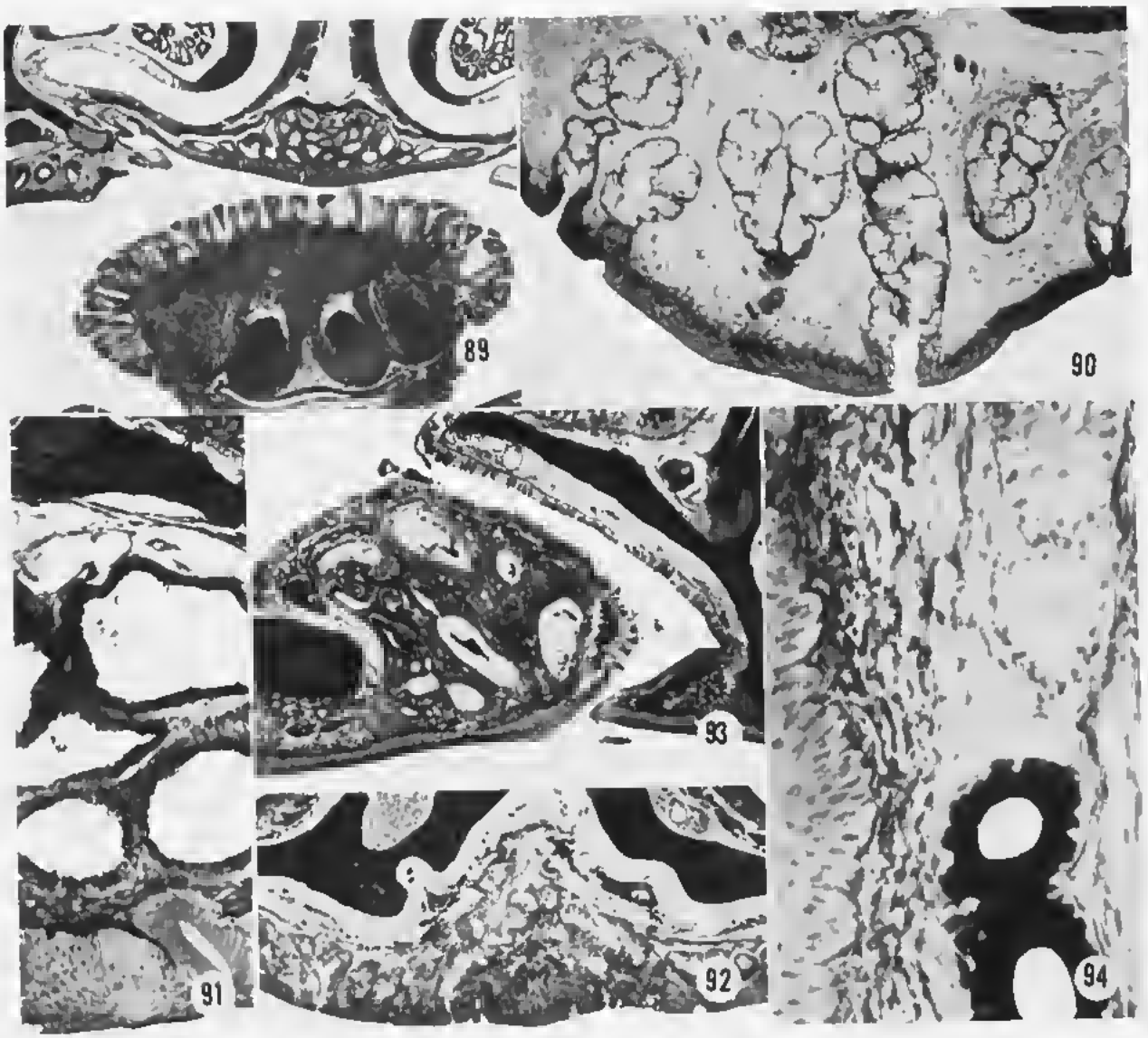


FIG. 89

Coupe transversale de la tête d'*Hoplodactylus pacificus;* trichrome en un temps, grossissement 50 diamètres, écran vert. Remarquer les glandes palatines médianes et latérales (bord gauche du cliché). La langue apparaît dans la partie basse de la figure.

FIG. 90

Glandes palatines de *Cnemidophorus tigris* en coupe transversale. Trichrome en un temps, grossissement 100 diamètres, écran vert. Remarquer le caractère purement muqueux des tubes glandulaires.

FIG. 91

Glandes palatines médianes de *Tarentola mauritanica* en coupe transversale. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 150 diamètres, écran vert. Remarquer les différences régionales des tubes glandulaires.

FIG. 92

Glandes palatines médianes d'*Anguis fragilis*. Trichrome en un temps, grossissement 80 diamètres, écran vert. Remarquer le faible développement des glandes palatines.

FIG. 93

Glandes palatines d'*Egernia* sp. Réactions à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 80 diamètres. Remarquer la localisation du massif glandulaire du rebord latéral des choanes; la cloison nasale apparaît au bord droit de la figure.

FIG. 94

Glandes palatines de *Brookesia spectrum*. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 375 diamètres. Remarquer les tubes séreux (en haut) et muco-séreux (en bas).

8 564028 6

Source : MNHN, Paris

Les caractères anatomiques des glandes palatines de *Feylinia currori* sont identiques à ceux qui viennent d'être décrits, mais les cellules sont de type muco-séreux, et contiennent une petite quantité d'une mucine peu acide.

Dans l'ensemble, les glandes palatines des Anguimorpha sont peu développées, les rangées externes faisant toujours défaut chez les Anguioidea (fig. 92). Seul le pourtour des choanes présente, chez *Anguis fragilis*, un petit massif central et deux massifs latéraux, composés de cryptes glandulaires groupées; toutes les cellules sont de type muco-séreux, les protides étant peu abondants dans le produit de sécrétion et les mucines plus ou moins acides. Les glandes palatines de *Ophisaurus koellikeri* sont plus développées, le massif central formant un ensemble de petits tubes glandulaires ramifiés constitué par des cellules muco-séreuses identiques à celles des glandes sublinguales. *Anniella pulchra* présente les mêmes massifs médian et latéraux que les espèces précédentes, le fond des tubes glandulaires étant occupé par des cellules muco-séreuses assez riches en protides et à mucine franchement acide, alors que le reste du revêtement épithélial est fait de mucocytes. Seules des cryptes muqueuses, constituées de cellules élaborant une mucine très acide, existent chez *Heloderma horridum* à l'emplacement des glandes palatines; signalons toutefois que la région palatine de l'individu examiné en vue de ce travail n'a pas été débitée en coupes sériées. Chez *Varanus salvator* les glandes palatines, peu développées si l'on tient compte de la taille de l'animal, sont représentées par deux bandes latérales et un massif central, constitués de cryptes assez profondes. Dans le massif central, ces cryptes prennent l'allure de véritables petites glandes tubuleuses. Tous les conduits excréteurs sont revêtus d'un épithélium de type épidermoïde où sont encastrés quelques mucocytes. Les tubes glandulaires sont tapissés de cellules muco-sécrétrices et de cellules muqueuses, assez mélangées bien que les premières dominent largement en profondeur.

La réduction des formations glandulaires du plafond buccal des Amphisbéniens va jusqu'à l'absence de mucocytes encastrés dans l'épithélium.

TABLEAU V

Caractères des différents types cellulaires des glandes palatines

	(1)	(2)	(3)	Cellules muqueuses	Cellules muco-séreuses	Cellules séro-muqueuses	Cellules séreuses
Hoplodactylus					M (*j-b*) S (+ +)		
Tarentola					M (*j-b*) S (+ +)		
Delma					M (*v*) S (+ +)		
Lialis					M (*j*) S (+)		S (+)
Xantusia				M (*j*)			
Anolis					M (*j-v*) S (+)		
Iguana					M (*j-v*) S (+)		
Uta					M (*j-v*) S (+)		
Amphibolurus						S (+) M (+ + +)	
Physignatus						S (+) M (+ + +)	
Brookesia					M (*j*) S (+)		S (+ +)
Cordylus				M (*b*)	M (*b*) S (+ +)		
Gerrhosaurus				M (*b*)			
Chemidophorus				M (*j*)			
Egernia						S (+ +) M (+ + +)	
Leiolopisma						S (+ +) M (+ + +)	
Lygosoma						S (+ +) M (+ + +)	
Feylinia					M (*j*) S (+)		

Source : MNHN, Paris

	(1)	(2)	(3)	Cellules muqueuses	Cellules muco-séreuses	Cellules séro-muqueuses	Cellules séreuses
Anguis			+	M (r-*b*)			
Ophisaurus			+		M (*j*) S (+)		
Anniella			+	M (*j-b*)	M (*b*) S (+ +)		
Heloderma			+	M (*b*)			
Varanus			+	M (*v*)	M (*b*) S (+)		

(1) = Glandes palatines bien développées. (2) = Glandes palatines moyennement développées. (3) = Glandes palatines réduites (mais bien individualisées chez les Scincoidea).

M = Cellules muqueuses. Les lettres () signalent la teinte du produit de sécrétion après coloration par la méthode de Ravetto.

M S = Cellules muco-séreuses. Les lettres placées après le M ont la même signification que pour les cellules muqueuses. Les + placés après le S indiquent l'abondance des protides.

S M = Cellules séro-muqueuses. Les + placées après le S indiquent l'abondance des protides, les + placés après le M l'intensité de la réaction à l'APS.

S = Cellules séreuses. Les + placées après le S indiquent l'abondance des protides.

Il résulte des données exposées ci-dessus que la variabilité des glandes palatines des Lépidosauriens est grande; c'est chez les Gekkota qu'elles atteignent leur plus grand développement, leur état chez les autres représentants des Lépidosauriens étudiés ici allant depuis l'absence jusqu'à l'individualisation en petites glandes autonomes entourées d'une capsule conjonctive. Cette dernière éventualité est rare; nous ne l'avons rencontrée que chez les Scincoidea où elle ne va pas de pair avec un grand développement. De toute manière, le degré ultime de la différenciation, à savoir la glande monostomatique, n'est jamais réalisé dans le cas des glandes palatines. Il s'agit toujours, soit de champs glandulaires, soit de glandes polystomatiques.

En dépit de la variabilité du développement, le siège d'élection des glandes palatines est relativement constant. Conformément aux anciennes données dont la synthèse est faite par Fahrenholz (1937), ces organes affectent deux régions préférentielles, à savoir une bande latérale longeant, à quelque distance, le côté interne de l'arcade dentaire supérieure, ainsi que deux bandes parasagittales, suivent confondues en une traînée unique. Les bandes latérales s'unissent souvent à leur extrémité rostrale. Les bandes parasagittales, souvent fusionnées en un massif médian interrompu par les choanes, ne rejoignent généralement pas, du côté rostral, la zone d'union des bandes latérales. L'ancienne subdivision des glandes palatines suivant la pièce osseuse sur laquelle elles se projettent (Busch, 1898) ne correspond pas à des différences histologiques.

Du point de vue de l'anatomie microscopique, notre matériel offre tous les intermédiaires entre la simple crypte dont le fond est à peine sous-épithélial et le tube glandulaire assez long, pelotonné, mais généralement peu ramifié. Nous n'avons rencontré aucun exemple de glande palatine acineuse. L'absence de toute spécialisation du tissu conjonctif interglandulaire s'explique par la proximité du plan osseux et le faible degré de différenciation du tissu glandulaire.

Les quatre types cellulaires définis au début de ce travail peuvent être représentés dans l'épithélium glandulaire; les éléments muco-séreux dominent, l'acidité de la mucine et l'abondance des protides étant variables suivant les cas (tableau V). Contrairement à la plupart des autres glandes de la cavité buccale, l'homogénéité de l'épithélium d'une unité sécrétrice donnée est presque la règle dans les glandes palatines. Seuls les Gekkonidae et Pygopodidae, ainsi que *Anniella pulchra* et *Varanus salvator*, présentent une différenciation régionale des tubes glandulaires. La même remarque est valable à l'échelle de l'organe, les glandes palatines de *Brookesia spectrum* étant l'exception la plus nette à cet égard.

Malgré les grandes variations du développement suivant les coupes systématiques, l'homogénéité des glandes palatines à l'échelle de la famille est plus grande que pour beaucoup d'autres glandes de la cavité buccale. Il n'existe, au contraire, aucune corrélation nette entre la structure de ces organes et le genre de vie des animaux.

Source : MNHN, Paris

B. *Glandes sublinguales.*

(Glandes linguales, Meckel, 1826; glandes mandibulaires latérales et médiales, Fahrenholz, 1937; glandes sublinguales, nombreux auteurs et Taub, 1966).

Anatomie.

Découvertes chez les Ophidiens (Meckel, 1826) les glandes sublinguales, représentées chez *Sphenodon punctutus* par de simples cryptes muqueuses, sont anatomiquement individualisées chez l'ensemble des Squamata. Comme le souligne Fahrenholz (1937), leur diversité anatomique est très grande, le développement variant suivant les familles, voire les genres et les espèces. Mis à part certains Leptotyphlopidae (Taub, 1966), tous les Squamata examinés à ce jour sont pourvus de deux massifs glandulaires polystomatiques, pairs et symétriques, situés dans l'angle antérieur et interne du maxillaire inférieur et recouverts par la muqueuse buccale dans la région sous-jacente à la partie libre de la langue.

Il est classique d'admettre, depuis Fahrenholz (1937), que ce massif glandulaire est souvent divisé en une partie latérale, proche du maxillaire et une partie médiale, proche du plan sagittal, ces parties médiales montrant une tendance nette à la fusion partielle (*Lacerta*), ou complète (*Varanus varius*, Ophidiens), les orifices des canaux excréteurs restant situés sur deux lignes longitudinales parallèles.

Une glande supra-linguale dont nous aurons à discuter la signification, a été décrite sur la face dorsale de l'étui lingual des Ophidiens du genre *Vipera*.

L'anatomie des glandes sublinguales est sujette, comme le montre l'examen détaillé de notre matériel, à d'importantes variations selon les familles et même les espèces; l'expérience prouve que seul l'examen des coupes permet, dans un nombre appréciable de cas, d'élucider les questions à proprement parler anatomiques. On comprend ainsi les difficultés rencontrées par les anciens auteurs lors de l'étude au moyen de la dissection. Il nous paraît donc opportun de rappeler ici les faits anatomiques saillants, la description détaillée étant donnée à propos de l'exposé des notions histologiques.

Les glandes sublinguales des Gekkonidae et Pygopodidae constituent, en fait, un champ glandulaire complexe, s'étendant dans le sens transversal d'un hémimaxillaire à l'autre, dans le sens antéro-postérieur depuis l'aréade dentaire jusqu'à la base de la langue (fig. 95 et 96). Les Xantusidae, représentés dans notre matériel par *Xantusia henshawi*, possèdent, au contraire, des glandes sublinguales anatomiquement individualisées sous forme de deux masses ovoïdes, incluses dans le plancher buccal et non coalescentes (fig. 100). Ces glandes ne font pas saillie dans la cavité buccale, leur grand axe étant orienté d'avant en arrière et de dedans en dehors. Cette individualité anatomique des glandes sublinguales existe dans tous les autres infra-ordres examinés ici. Parmi les Iguania, les Iguanidae et les Agamidae sont caractérisés par des glandes sublinguales réduites, alors que celles des Chamaeleonidae sont d'assez bonne taille. Dans tous les cas, les organes sont accolés à la face médiale du maxillaire inférieur et présentent deux faces libres, dorsales et médiales (fig. 102); la coalescence des extrémités rostrales est la règle. Chez tous les autres Sauriens (fig. 118) et chez les Amphisbéniens (fig. 117 et 133), les glandes sublinguales forment deux massifs ovoïdes, situés entre les branches du maxillaire et l'attache de la langue; elles font saillie dans la cavité buccale. La coalescence des extrémités rostrales sur la ligne médiale n'est à signaler que chez les Lacertoidea (fig. 105). Contrairement aux observations de Fahrenholz (1937), portant sur *Varanus varius*, les glandes sublinguales de *Varanus salvator* (fig. 111) ne présentent aucune tendance à la fusion sur la ligne médiane, sauf à l'extrémité rostrale. Elles sont représentées par deux massifs allongés, pairs et symétriques, engainés par les muscles du plancher buccal, étendus depuis la racine de la langue jusqu'à la région rostrale, ainsi que par trois massifs superficiels, l'un central et médian, les autres latéraux et coalescents à leur extrémité antérieure, bordant en arrière la racine de la langue et donc plus étendus dans le sens antéro-postérieur que le massif médian.

Parmi les Ophidiens étudiés ici, trois types anatomiques sont à distinguer. Les Typhlopidae sont caractérisés par des glandes sublinguales formant deux massifs allongés, non coalescents mais juxtaposés, restant à distance du maxillaire et s'étendant dans le sens aboral jusqu'à la partie toute initiale de la trachée. Ovoïdes et bien moins étendues dans le sens antéro-postérieur que chez les Typhlopidae, les glandes sublinguales de *Leptotyphlops dulcis* et des Booidea (fig. 118) siègent dans le plancher buccal, de part et d'autre

Source : MNHN, Paris

de la ligne médiane qu'elles n'atteignent pas. A côté de formations identiques à celles des Boidae, les Colubroidea sont pourvues d'une troisième glande, impaire et médiane, dont l'extrémité rostrale s'insinue entre les précédentes; l'extrémité aborale s'étend ventralement par rapport à la langue, jusqu'au-delà de l'orifice trachéen.

Histologie.

Il résulte de la synthèse des anciens travaux (Fahrenholz, 1937) que les données sur l'histologie des glandes sublinguales des Lépidosauriens sont des plus sommaires. Le caractère muqueux de la plupart des cellules glandulaires semble implicitement admis. Fahrenholz signale, toutefois, le caractère séreux de la glande sublinguale médiale (postérieure) des Lacertidae; la glande sublinguale antérieure (latérale) des Ophidiens serait mixte (Penteado, 1918; Brazil et Vellard, 1926), la glande sublinguale postérieure, (médiale) étant séreuse (West, 1895), ou mixte (Penteado, 1918). D'après Raynaud (1961), les glandes sublinguales d'*Anguis fragilis* sont de type muqueux.

En raison de la variabilité des structures, il nous paraît opportun, dans le cas des glandes sublinguales, d'envisager à propos des différents types morphologiques l'ensemble des données histologiques, c'est-à-dire l'anatomie microscopique, les caractères cytologiques et les particularités histochimiques.

Le champ glandulaire qu'est la glande sublinguale des Gekkonidae et des Pygopodidae présente du point de vue histologique tous les intermédiaires entre la simple crypte, dépassant à peine l'épithélium et le tube glandulaire plus ou moins diversifié. C'est dans la zone qui correspond aux bords latéraux et postérieurs, ainsi qu'au centre du champ glandulaire (en avant de la racine de la langue) que l'on rencontre surtout des cryptes peu profondes, ne comportant pas de conduit excréteur différencié, toute la lumière étant bordée de mucocytes prismatiques, hauts de 15 µ environ, à noyaux basaux en galette, dont le produit de sécrétion remplit à peu près entièrement les zones supra-nucléaires du corps cellulaire. Ce produit est pourvu de tous les caractères histochimiques des mucopolysaccharides très acides; la recherche des protides au moyen des techniques utilisées ici donne des résultats entièrement négatifs. Dans les autres zones, les unités sécrétrices sont beaucoup plus longues et forment des tubes. Ceux de la région rostrale, particulièrement développés, s'étendent en profondeur jusqu'au-delà du niveau postérieur du champ glandulaire et s'élargissent plus ou moins en forme de petits sacs irréguliers pourvus de diverticules. Il en résulte que ces tubes constituent, à eux seuls, une grande partie de l'organe. Dans chaque tube, il y a lieu de distinguer un conduit excréteur, assez étroit et à peine différencié, mais assez long, un segment moyen à épithélium haut et à lumière étroite, la transition avec le conduit excréteur étant progressive, enfin un segment postérieur plus ou moins dilaté. L'épithélium du conduit excréteur, épidermoïde dans les régions proches du tégument, est formé ailleurs d'une couche de cellules cubiques, puis prismatiques, à noyaux ronds proches du pôle basal, les zones supra-nucléaires étant riches en grains de sécrétion faiblement APS-positifs, mais dépourvus de mucines acides, érythrophiles après colorations trichromiques et riches en protides. Il s'agit donc de cellules séro-muqueuses d'après la terminologie utilisée ici. Le segment moyen est tapissé par des éléments doués des mêmes caractères histochimiques que les précédents, mais plus hauts. Les cellules qui tapissent le segment postérieur, de taille variable, sont pourvues des mêmes caractères morphologiques généraux que les cellules du segment moyen, mais l'absence quasi-totale de produit de sécrétion figuré ne permet pas d'affirmer avec certitude leur caractère séro-muqueux. Les tubes correspondant aux zones intermédiaires entre les deux extrêmes qui viennent d'être décrits, comportent un collet muqueux assez court, une ampoule tapissée d'un épithélium plat et une zone à revêtement haut, ressemblant à la zone moyenne des grands tubes rostraux; la zone postérieure de ces derniers n'a pas son équivalent dans les tubes intermédiaires. Les cellules du collet sont en tous points identiques aux mucocytes des cryptes glandulaires latérales et postérieures. Dans les cellules assez plates des ampoules, les techniques histochimiques mises en œuvre montrent un produit de sécrétion fortement APS-positif, contenant des mucines faiblement acides mais, en même temps, riche en protides et surtout en cystéine. Il s'agit donc d'éléments de type muco-séreux. Le segment à épithélium prismatique haut est pourvu des mêmes caractères histologiques généraux que son homologue des tubes rostraux, mais des produits de sécrétion contenant des mucines acides et assez riches en protides coexistent au sein des cellules qui correspondent ainsi à la définition de la cellule muco-séreuse. Dans les régions intermédiaires entre les

Source : MNHN, Paris

trois zones qui viennent d'être définies, se trouvent des tubes dont les caractères sont également intermédiaires entre les trois types. C'est ainsi que des tubes morphologiquement identiques à ceux de la zone moyenne sont revêtus, dans leurs parties moyennes et profondes, de cellules séro-muqueuses du même type que celles des tubes rostraux. Par ailleurs, il existe dans les régions proches de la périphérie des tubes courts, uniquement constitués d'un collet muqueux et de l'ampoule qui lui fait suite.

Tous les éléments anatomiques de la description qui vient d'être donnée pour *Tarentula mauritanica* sont valables pour *Hoplodactylus pacificus*, mais deux produits de sécrétion seulement sont élaborés dans les glandes sublinguales à savoir une mucine très acide par les cellules des collets et une mucine moyérément acide par toutes les autres cellules. L'épithélium de la partie profonde des tubes rostraux, élargie en sacs, est nettement moins pauvre en produit de sécrétion.

Les glandes sublinguales de *Delma fraseri* et *Lialis burtonis* sont construites suivant le même schéma que celles de *Tarentola mauritanica* et il suffit donc de signaler les différences par rapport à cette dernière espèce. Les tubes rostraux sont beaucoup plus pelotonnés dans leur partie moyenne dont les cellules contiennent, chez *Lialis burtonis*, des mucines acides; le fond, tapissé de cellules plates, est également dépourvu de produit de sécrétion. Les renflements en ampoules des segments préterminaux des tubes de la zone moyenne sont à peine ébauchés. Enfin, la spécialisation des tubes est plus poussée, les éléments à caractères intermédiaires sont plus rares, d'où l'existence, sur coupes, de zones nettement délimitées.

Xantusia henshawi est pourvue de glandes sublinguales constituées de tubes larges et assez courts, peu ramifiés, la partie basale étant nettement rétrécie par rapport au reste (fig. 101). L'absence de toute saillie à la surface de la muqueuse buccale, signalée à propos de l'anatomie, explique que tous les orifices d'abouchement siégent à la partie dorsale de l'organe; ces orifices forment une bande assez large, correspondant à toute l'étendue du massif glandulaire. L'uniformité de la structure des tubes est grande. L'épithélium qui les tapisse est constitué, à partir de l'orifice d'abouchement où s'arrête l'épithélium de type épidermoïde, de mucocytes classiques, prismatiques, à noyaux basaux, le produit de sécrétion étant une mucine peu acide, AlPS-positive, ne prenant que très faiblement le bleu alcian de la méthode de Mowry et colorée

Fig. 95

Glande sublinguale de *Tarentola mauritanica* en coupe sagittale. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 24 diamètres, écran vert. Remarquer les différences de structure et de réactivité des zones de la glande.

Fig. 96

Glande sublinguale d'*Hoplodactylus pacificus* en coupe transversale. Trichrome en un temps, grossissement 24 diamètres, écran vert. La coupe intéresse la partie moyenne de la glande.

Fig. 97

Glande sublinguale de *Tarentula mauritanica* en coupe sagittale. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 100 diamètres, écran vert. Remarquer, de gauche à droite, la partie profonde, dilatée en sacs, des tubes rostraux, la partie profonde, fortement APS-positive, des tubes moyens, les dilatations en ampoules, les collets et l'épithélium buccal.

Fig. 98

Détail d'une coupe voisine de la précédente. Réaction au DDD; grossissement 150 diamètres, écran vert. Remarquer la réactivité nette des cellules aplaties des ampoules.

Fig. 99

Détail d'une coupe voisine de la précédente. Tétrazoréaction de Danielli, grossissement 375 diamètres, écran vert. Remarquer la forte réactivité des grains de sécrétion.

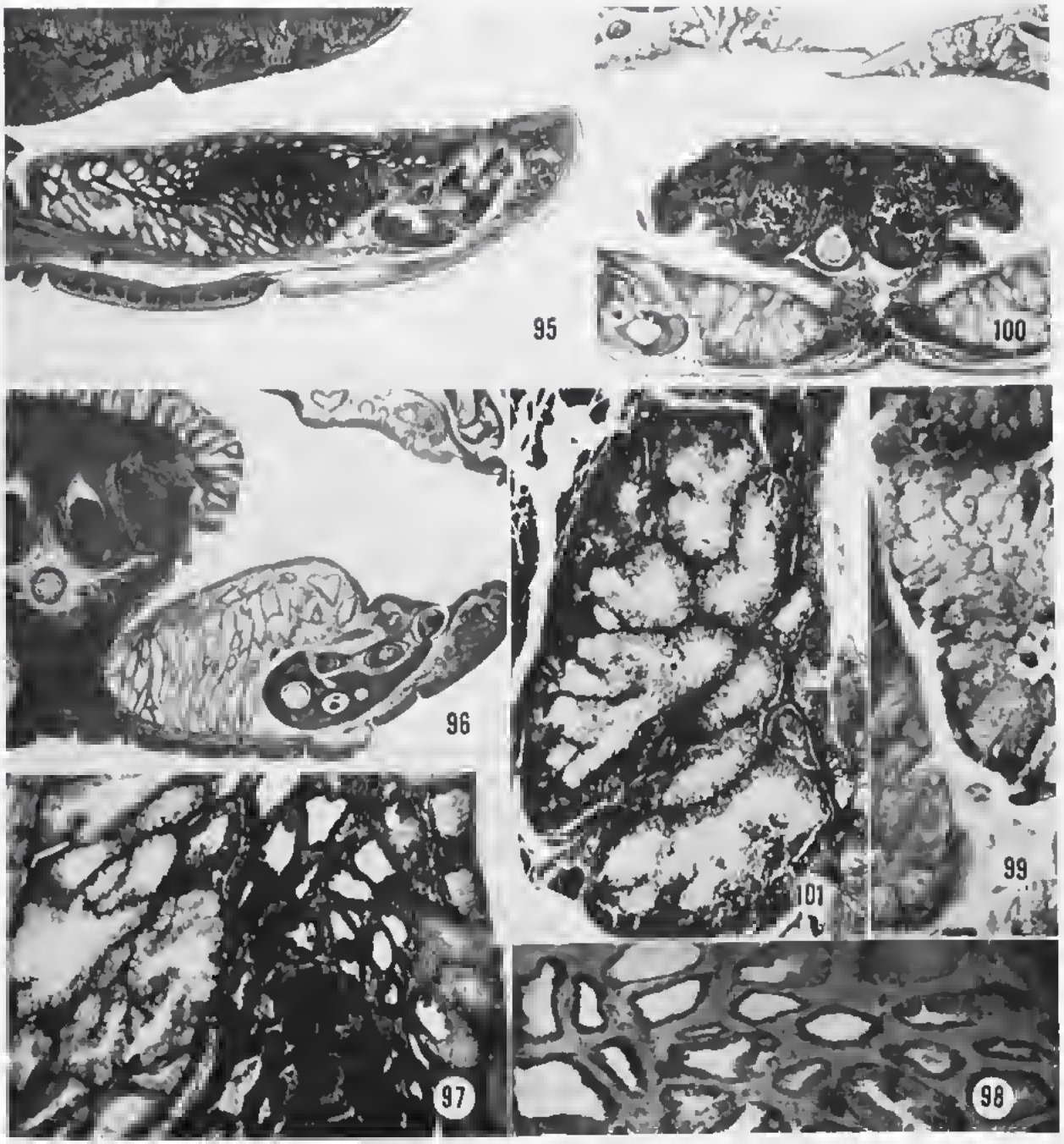
Fig. 100

Coupe transversale de la tête de *Xantusia henshawi*. Trichrome en un temps, grossissement 24 diamètres, écran jaune-vert. Remarquer, de part et d'autre de la fente naso-palatine, médiane chez cette espèce, les massifs palatins (partie haute de la figure); la langue et les glandes sublinguales apparaissent en bas.

Fig. 101

Glande sublinguale de la même espèce que fig. 100. Trichrome en un temps, grossissement 100 diamètres, écran vert. Remarquer la partie profonde, rétrécie des tubes (à gauche), dont les cellules sont fortement colorées; l'épithélium buccal apparaît à droite.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

en jaune par la méthode de Ravetto. Dans la partie borgne, rétrécie, la hauteur des cellules est minime, les autres caractères morphologiques ne changeant pas; la mucine élaborée dans ces cellules est plus acide que la précédente.

La glande sublinguale des Iguanidae et des Agamidae est formée de tubes longs et contournés, assez peu ramifiés, élargis en sacs aplatis à leur partie profonde (fig. 102). Certains de ces tubes débouchent à l'extrémité rostrale, amincie, de la glande, d'autres à la partie toute inférieure de la face médiale, dans son tiers rostral. En outre, les Iguanidae examinés en vue de ce travail possèdent, sur le quart postérieur du massif, quelques petites cryptes muqueuses superficielles; ces cryptes n'existent pas chez les Agamidae. Elles ne sont formées que d'un petit nombre de mucocytes prismatiques dont le produit de sécrétion est une mucine modérément acide, nettement APS-positive, douée d'une forte affinité pour le bleu alcian de la méthode de Mowry mais qui se colore en jaune par la méthode de Ravetto. Chez les Iguanidae, les tubes glandulaires à proprement parler sont revêtus, dans leur partie antérieure, de hautes cellules prismatiques, à noyaux basaux à contours irréguliers, non aplatis en galette; le produit de sécrétion se présente sous forme de grains bien individualisés. Erythrophiles dans les conditions techniques des trichromes usuels, ces grains sont APS-positifs, contiennent une mucine peu acide et sont riches en protides; il y a donc lieu de les considérer comme étant muco-séreux. Dans la partie postérieure des tubes, élargie en sacs, l'épithélium est cubique, le produit de sécrétion, moins abondant que dans les cellules prismatiques, se trouve concentré au tiers apical des corps cellulaires, les noyaux étant basaux, riches en chromatine, irréguliers et non aplatis. Les

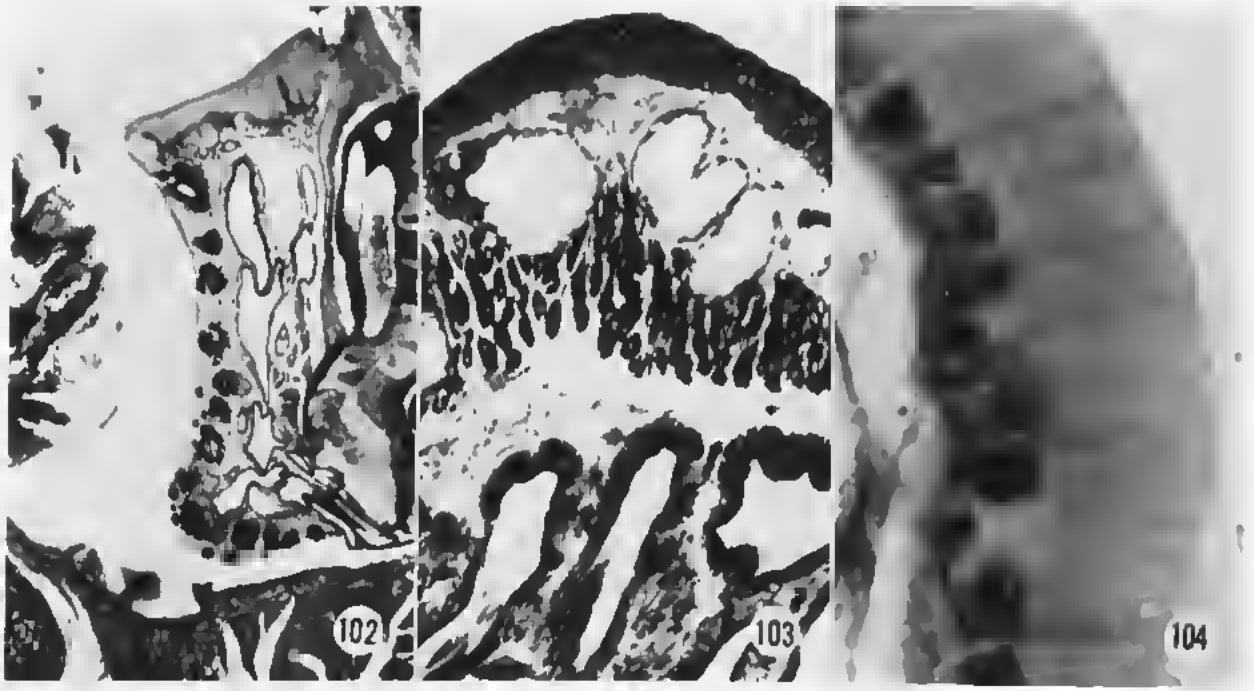


Fig. 102

Glande sublinguale d'*Anolis cristatellus*. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 50 diamètres, écran vert. Remarquer le maxillaire inférieur (bord droit du cliché), la glande sublinguale, peu développée et la langue (bord gauche du cliché). Les cryptes fortement APS-positives et superficielles représentent le massif postérieur, la partie profonde l'extrémité postérieure, élargie en sacs, des tubes rostraux.

Fig. 103

Glande sublinguale de *Brookesia spectrum* en coupe transversale. Trichrome en un temps, grossissement 150 diamètres, écran vert. Remarquer le massif superficiel muqueux et la partie profonde, fortement érythrophile, des tubes rostraux.

Fig. 104

Détail d'une coupe voisine de la précédente. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 1.500 diamètres, écran vert. Remarquer l'absence de réactivité du produit de sécrétion des cellules séreuses constituant la totalité des tubes du massif rostral.

Source : MNHN, Paris

grains de sécrétion sont plus nettement érythrophiles que les précédents, ils se montrent riches en protides et réagissent fortement à l'APS; l'absence de mucines acides montre qu'il s'agit de cellules séro-muqueuses. Chez les Agamidae, les tubes sont tapissés, dans toute leur étendue, de cellules dont le produit de sécrétion ne contient pas de mucines acides; leurs caractères histochimiques correspondent donc à ceux des éléments qui forment la partie postérieure des tubes glandulaires des Iguanidae. Les différences de hauteur des cellules suivant le niveau existent toutefois; comme chez les Iguanidae, on rencontre des cellules prismatiques dans la partie antérieure, des cellules cubiques dans la partie postérieure des tubes.

La glande sublinguale de *Brookesia spectrum* présente la même structure générale que dans les deux familles qui viennent d'être envisagées, mais l'organe est proportionnellement plus volumineux, puisque les cryptes muqueuses, peu développées chez les Iguanidae et absentes chez les Agamidae, sont ici plus nombreuses et assez profondes. Développées sur les faces dorsales et médiales, elles ne manquent que dans la partie toute rostrale de l'organe, si bien que la partie profonde, élargie en sacs, des tubes glandulaires se trouve rejetée contre la face linguale du maxillaire inférieur. Chaque crypte muqueuse est reliée à la muqueuse buccale par un très court segment excréteur, tapissé d'épithélium épidermoïde. Les cellules glandulaires sont prismatiques, hautes, pourvues de noyaux basaux en galette, la majeure partie du corps cellulaire étant remplie d'un produit de sécrétion très riche en une mucine peu acide. Dans les tubes glandulaires proprement dits, le conduit excréteur ne comporte un épithélium épidermoïde que dans sa partie toute initiale. Celui-ci se trouve rapidement remplacé par un épithélium cubique dans lequel se trouvent encastrés d'assez rares mucocytes, puis par l'épithélium glandulaire lui-même, uniforme à travers toute la région sécrétrice (fig. 103). Ces cellules glandulaires sont prismatiques, pourvues de noyaux situés au tiers basal, régulièrement arrondis sur coupes ou légèrement indentés. Les cytoplasmes sont très riches en un produit de sécrétion représenté par des grains tassés les uns contre les autres, mais n'ayant pas de vraie tendance à la coalescence. Fortement érythrophiles dans les conditions techniques des méthodes dites générales (fig. 103), ces grains ne réagissent pas à l'APS (fig. 104), se montrent dépourvus de mucines acides et sont, au contraire, assez riches en protides. Ils sont donc de type séreux.

Les Lacertoidea sont caractérisés par des glandes sublinguales coalescentes à leur extrémité rostrale (fig. 105). Chaque glande comporte une partie antéro-médiale formée d'une dizaine de tubes débouchant tous à l'extrémité rostrale de l'organe ainsi que d'une partie postéro-latérale, composée de tubes nombreux, plus courts et plus larges que les précédents, plus ou moins rétrécis et légèrement ramifiés à leur extrémité profonde, les orifices d'abouchement à la muqueuse buccale étant répartis sur toute la surface libre de la glande (fig. 106). C'est cette partie postéro-latérale qui représente la masse principale de l'organe. Il y a lieu de signaler que les tubes de la partie antéro-médiale s'enfoncent, chez *Gerrhosaurus flavigularis* et *Cnemidophorus tigris* (fig. 107 et 108), sous la partie postéro-latérale en s'élargissant; toutefois, ces segments terminaux sacciformes sont moins développés que chez les Iguania. D'autre part, une cloison musculaire divise longitudinalement chaque glande sublinguale de *Cnemidophorus tigris* dans ses deux tiers postérieurs en une partie dorso-latérale, de grande taille et une partie ventro-médiale, plus petite; aucune particularité de la constitution cellulaire ne correspond à ce cloisonnement, les zones antéro-médiale et postéro-médiale, définies ci-dessus, étant toutes deux intéressées. Les tubes de la glande postéro-latérale sont revêtus, dans leur plus grande partie, de mucocytes prismatiques de très grande taille (hauteur moyenne 25 μ ou plus); à peu près tout le corps cellulaire est occupé par un produit de sécrétion riche en mucines généralement peu acides. Dans la partie profonde, les cellules épithéliales sont moins hautes, souvent cubiques, les noyaux, assez riches en chromatine, étant basaux mais non aplatis en galette. Le produit de sécrétion se présente, contrairement à celui des cellules précédemment décrites, sous forme de grains bien individualisés; il contient une mucine plus acide que celle des segments moyens. En outre, les grains de sécrétion des segments terminaux sont riches en protides décelables par les réactions des amino-acides que nous avons employées, alors que le produit de sécrétion des mucocytes prismatiques tapissant les segments moyens des tubes en est pratiquement dépourvu. Les tubes antérieurs rappellent de très près les segments terminaux des tubes postérieurs; ils n'en diffèrent que par la présence d'un conduit excréteur assez long, tapissé d'épithélium cubique où les phénomènes de sécrétion sont discrets ou nuls; des mucocytes cubiques dont le produit de sécrétion est une mucine franchement acide existent par place entre les cellules basales.

La distinction des zones antéro-médiales et postéro-latérales de la glande sublinguale est encore plus nette chez les Scincoidea que chez les Lacertoidea que nous avons pu examiner (fig. 109); aucun de ces Scincoidea n'est pourvu de glandes coalescentes. Il existe des différences morphologiques importantes entre les tubes de la partie antéro-médiale, dont l'épithélium est constitué de petites cellules cubiques, à noyaux ovoïdes

Source : MNHN, Paris

parfois éloignés de la membrane basale et les tubes de la partie postéro-latérale, tapissés de hautes cellules cylindriques, à noyaux basaux, ratatinés et très riches en chromatine. Mais, dans les deux cas, il s'agit de cellules muco-séreuses et les caractères du produit de sécrétion sont très voisins; cyanophile et finement grumeleux, il est modérément riche en protides histochimiquement décelables et contient une mucine peu acide, sauf chez *Lygosoma taeniolata* où, après coloration par la méthode de Ravetto, les cellules des tubes postérieurs apparaissent en un bleu vif qui tranche sur le jaune de l'épithélium des tubes antérieurs.

Du point de vue de l'anatomie microscopique, la glande sublinguale des Anguioidea ressemble un peu à celle des Scincidae. Certains tubes, dont le conduit excréteur est long et de diamètre régulièrement décroissant vers l'orifice, débouchent dans la région rostrale, au fond de plis de la muqueuse buccale; d'autres s'ouvrent sur les faces dorsales et médiales de la partie postérieure de la glande, sans que des reliefs particuliers correspondent aux orifices et sans qu'il y ait de conduit excréteur véritablement différencié, seul un collet très serré marquant le passage de l'épithélium glandulaire au revêtement épidermoïde de la cavité buccale. Chez *Anguis fragilis* et *Heloderma horridum*, la glande sublinguale est assez homogène, le passage des tubes antérieurs aux tubes postérieurs étant progressif et ces derniers tout aussi profonds et ramifiés que les autres. Chez *Ophisaurus koellikeri*, *Gerrhonotus multicarinatus* et *Anniella pulchra*, les tubes antérieurs sont particulièrement développés; les tubes postérieurs, courts et parfois réduits à de simples cryptes ne sont représentés que dans le tiers abmal de l'organe. Des cellules muco-séreuses, prismatiques et parfois peu riches en protides, forment le revêtement épithélial de la totalité des tubes rostraux, ainsi que de la partie moyenne et profonde des tubes postérieurs lorsque ceux-ci sont bien développés. Le reste de l'épithélium glandulaire est constitué de mucocytes classiques, de grande taille, dont le produit de sécrétion est une mucine nettement plus acide que celle des cellules muco-séreuses (fig. 110). Les différences entre les deux catégories cellulaires, assez faibles chez *Anguis fragilis* et *Gerrhonotus multicarinatus*, sont plus marquées chez les autres espèces où les cellules muco-séreuses sont pourvues de noyaux ovoïdes et de grains de sécrétion mieux individualisés qui réagissent plus fortement à l'alloxane-Schiff, à la tétrazoréaction et à la méthode au DDD.

FIG. 105

Coupe transversale du plancher buccal de *Lacerta muralis*, à proximité de l'extrémité rostrale. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 50 diamètres, écran vert. Remarquer les glandes sublinguales, coalescentes sur la ligne médiane.

FIG. 106

Coupe de la même série que fig. 105, passant par la partie moyenne des glandes sublinguales. Même technique et même grossissement que fig. 105. Remarquer la cloison conjonctive qui sépare, sur la ligne médiane, les deux glandes sublinguales ainsi que les différences de structure des massifs qui les constituent.

FIG. 107

Coupe transversale du maxillaire inférieur (bord droit de la figure) et de la glande sublinguale de *Cnemidophorus tigris*. Même technique et même grossissement que fig. 105 et 106. Remarquer la cloison conjonctive qui divise la glande dans un plan longitudinal.

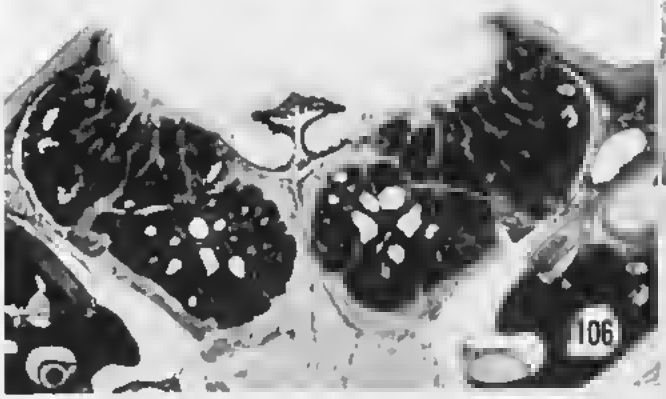
FIG. 108

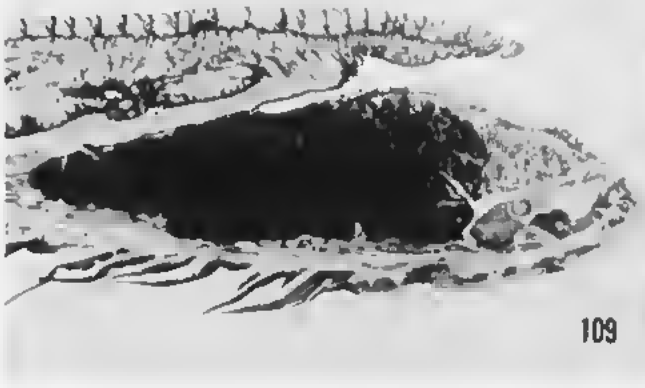
Coupe voisine de la précédente. Trichrome en un temps, même grossissement que fig. 107.

FIG. 109

Coupe parasagittale du plancher buccal de *Feylinia currori*. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 24 diamètres, écran vert. Remarquer la grande étendue et la forte réactivité du massif postérieur de la glande sublinguale et l'absence de mucocytes dans l'épithélium dorsal de la langue.

Source : MNHN, Paris





Source : MNHN, Paris

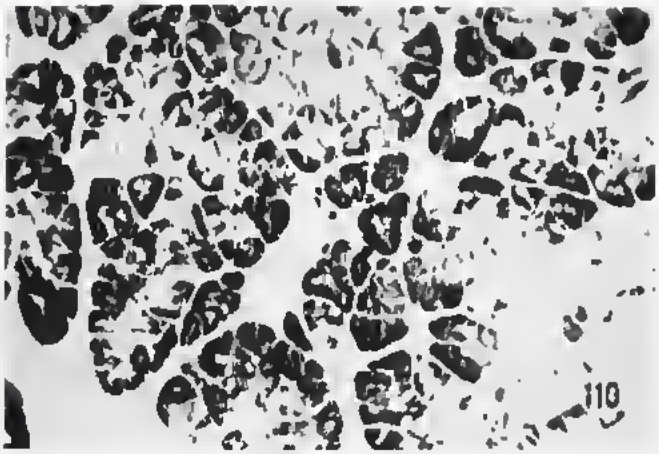


Fig. 110

Détail de la glande sublinguale d'*Heloderma horridum*. Coloration de Ravetto, grossissement 50 diamètres, écran orange. Remarquer la dualité cellulaire des tubes glandulaires.

Les glandes sublinguales de *Varanus salvator* présentent une hétérogénéité morphologique rappelant celle qui existe chez les Colubroidea (fig. 111). Les deux massifs profonds sont des glandes tubuleuses composées et polystomatiques, aucune trace de lobulation n'apparaissant à la surface extérieure de l'organe,

Fig. 111

Coupe transversale du plancher buccal de *Varanus salvator*. Réaction à l'AFS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 12 diamètres, écran vert. Remarquer les branches droite et gauche du maxillaire inférieur, latéralement par rapport à elles les glandes séro-muqueuses, surmontées du massif labial, médialement par rapport à elles les glandes sublinguales profondes, ovoïdes et reposant sur un muscle coupé transversalement. Ces glandes sont surmontées des parties latérales du massif sublingual superficiel. Le massif sublingual médian repose sur une masse musculaire importante. La langue, coupée transversalement et déplacée vers la droite, surplombe le plancher buccal.

Source : MNHN, Paris

engainé d'une épaisse capsule conjonctive. De cette capsule partent des expansions qui cloisonnent le parenchyme glandulaire en une série de lobules allongés et se terminent sur les membranes basales des tubes glandulaires (fig. 112). Ces derniers, longs et très ramifiés, se terminent par d'assez nombreux conduits excréteurs, groupés dans la partie rostrale où ils sont mélangés à la partie antérieure du massif superficiel. Les pores salivaires sont particulièrement étroits, l'épithélium étant épidermoïde; sa hauteur diminue rapidement, tandis que le diamètre de la lumière augmente considérablement, d'où formation de dilatations ampullaires. En allant vers le fond, on rencontre une zone de transition relativement longue, tapissée de cellules cubiques à noyaux basaux, ovoïdes et assez clairs, élaborant un produit de sécrétion muco-séreux, modérément APS-positif, puis l'épithélium prismatique des unités sécrétrices elles-mêmes qui représentent la majeure partie de l'organe. Les caractères morphologiques généraux de ces cellules, hautes de 20 μ en moyenne, sont uniformes. Les noyaux, grossièrement sphériques, à chromatine relativement clairsemée et à nucléoles nets, siègent au tiers basal des cellules; ils sont entourés d'un véritable ergastoplasme, la partie apicale des corps cellulaires contenant le produit de sécrétion. C'est la nature de ce dernier qui conduit à distinguer, dans ce massif profond, deux glandes nettement séparées l'une de l'autre (fig. 116), sans que la ligne de démarquation soit soulignée par un épaississement particulier de la cloison conjonctive. La partie rostro-ventrale de l'organe est constituée de tubes dont l'épithélium élabore un produit de sécrétion séreux, APS-négatif, érythrophile et très riche en protides. Chez les deux individus examinés en vue de ce travail, le produit de sécrétion est peu abondant et affecte la forme de boules assez volumineuses. La partie dorso-caudale de l'organe est, au contraire, caractérisée par un épithélium dont le produit de sécrétion, cyanophile, faiblementAPS-positif et assez riche en mucines peu acides donne, en outre, faiblement les réactions des protides. Il s'agit donc de cellules muco-séreuses. Il y a lieu d'ajouter à ceci que la réaction métachromatique, entièrement négative dans les tubes séreux, est assez faiblement positive, mais de type *gamma*, dans les tubes muco-séreux (fig. 114 et 115). Signalons la présence d'une quantité relativement importante de glycogène aussi bien dans l'épithélium des unités sécrétrices que dans celui des canalicules des deux glandes. Le massif superficiel médian est composé de cryptes qui ne s'enfoncent nettement dans le chorion que dans la partie centrale (fig. 111). Les pores sont plus larges que ceux des glandes profondes et bordés d'épithélium épidermoïde. Ce dernier cède rapidement la place à des cellules prismatiques, dotées de tous les caractères morphologiques du mucocyte classique, la mucine élaborée étant fortement APS-positive et assez peu acide, jaune ou verte après coloration par la méthode de Ravetto. Le fond des cryptes superficielles et la plus grande partie des cryptes volumineuses sont occupés par des cellules cubiques, à noyaux nettement plus grands que ceux des mucocytes, le produit de sécrétion étant fortement APS-positif, coloré en bleu franc par la méthode de Ravetto et assez riche en protides; il s'agit donc de cellules muco-séreuses, différentes de celles de la glande profonde. Les massifs latéraux, plus étroits mais plus profonds que le massif médian, sont composés d'un petit nombre de cryptes surtout muqueuses et d'une majorité de petites glandes tubuleuses ramifiées, revêtues en majeure partie de cellules muco-séreuses cubiques, en tout point comparables à celles qui tapissent le fond des tubes du massif central (fig. 112 et 113). Les zones toutes antérieures et toutes postérieures des massifs latéraux comportent uniquement des cryptes principalement muqueuses et des formations de ce dernier type existent sur le versant lingual de la mâchoire inférieure.

Les caractères anatomiques des glandes sublinguales des Amphisbéniens étudiés ici rappellent de très près ceux qui ont été signalés à propos des Scincidea; les glandes droites et gauches ne sont pas coalescentes, chacune d'entre elles étant divisée en une partie antéro-médiale et une partie postéro-latérale, bien séparées par un rideau conjonctif partiellement doublé de tissu musculaire (fig. 117 et 133). Du point de vue de l'anatomie microscopique, la différence entre les deux parties est également très nette. Les tubes de la glande antérieure comportent des collets courts, stratifiés à proximité de l'orifice d'abouchement; le corps du tube glandulaire est tapissé d'un épithélium prismatique bas ou cubique, à noyaux basaux mais non aplatis; le fond des tubes n'est pas différencié. Dans le cas des tubes postérieurs, les collets sont pratiquement inexistants, les corps des glandes étant tapissés de cellules prismatiques beaucoup plus hautes que celles des tubes antérieurs; les noyaux de ces éléments sont basaux, très petits. Une différenciation des plus nettes existe dans le fond des tubes glandulaires, les cellules, moins hautes, étant pourvues de noyaux plus volumineux que les précédents. Les cytoplasmes contiennent, dans les glandes antérieures et dans le fond des glandes postérieures, un produit fortement cyanophile, faiblement APS-positif qui, chez *Trogonophis wiegmanni*, est modérément riche en protides et se colore en bleu à la méthode de Ravetto; chez *Blanus cinereus* il est assez pauvre en protides et se colore en jaune à la méthode de Ravetto. Il s'agit donc de cellules muco-

Source : MNHN, Paris

séreuses. Dans le corps des glandes postérieures, l'épithélium glandulaire est constitué de cellules muqueuses, fortement APS-positives, la mucine élaborée étant très acide chez *Blanus cinereus* et, au contraire, peu acide chez *Trogonophis wiegmanni*.

FIG. 112

Glande sublinguale profonde (en bas) et superficielle latérale (en haut) de *Varanus salvator* en coupe transversale. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 24 diamètres, écran vert. Remarquer la dualité de la glande sublinguale profonde.

FIG. 113

Glande sublinguale superficielle latérale de *Varanus salvator* en coupe transversale. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 80 diamètres, écran vert. Remarquer la dualité cellulaire du massif. La glande sublinguale profonde apparaît au bord inférieur du cliché.

FIG. 114

Glandes sublinguales profonde (en bas) et superficielle (en haut) de *Varanus salvator* en coupe parasagittale. Réaction métachromatique au bleu de toluidine, grossissement 150 diamètres, écran vert. Remarquer la coloration orthochromatique (en bleu sur la préparation) du pôle basal des cellules de la glande sublinguale profonde et la forte métachromasie (en rouge sur la préparation) du produit de sécrétion dans le fond des tubes de la glande sublinguale superficielle.

FIG. 115

Détail de la même préparation, montrant les parties séreuse (à gauche) et muco-séreuse (à droite) de la glande sublinguale profonde; grossissement 375 diamètres, écran vert. Remarquer le plus grand développement de l'ergastoplasme dans les cellules séreuses.

FIG. 116

Coupe voisine de la précédente. Trichrome en un temps, grossissement 80 diamètres, écran vert. Remarquer l'érythrophilie des cellules séreuses (à gauche) et la cyanophilie des cellules muco-séreuses (à droite).

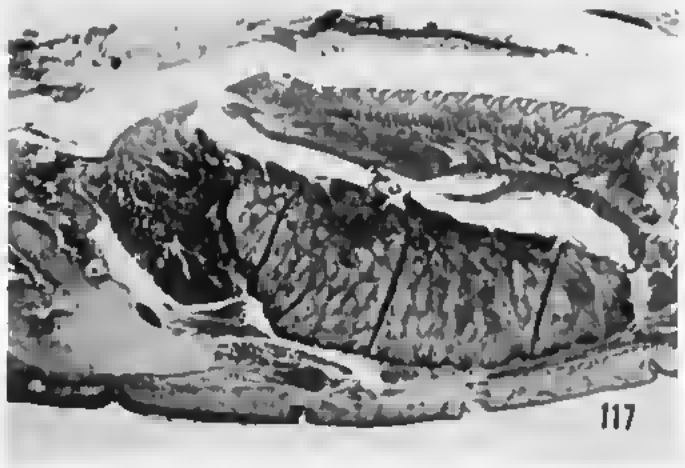
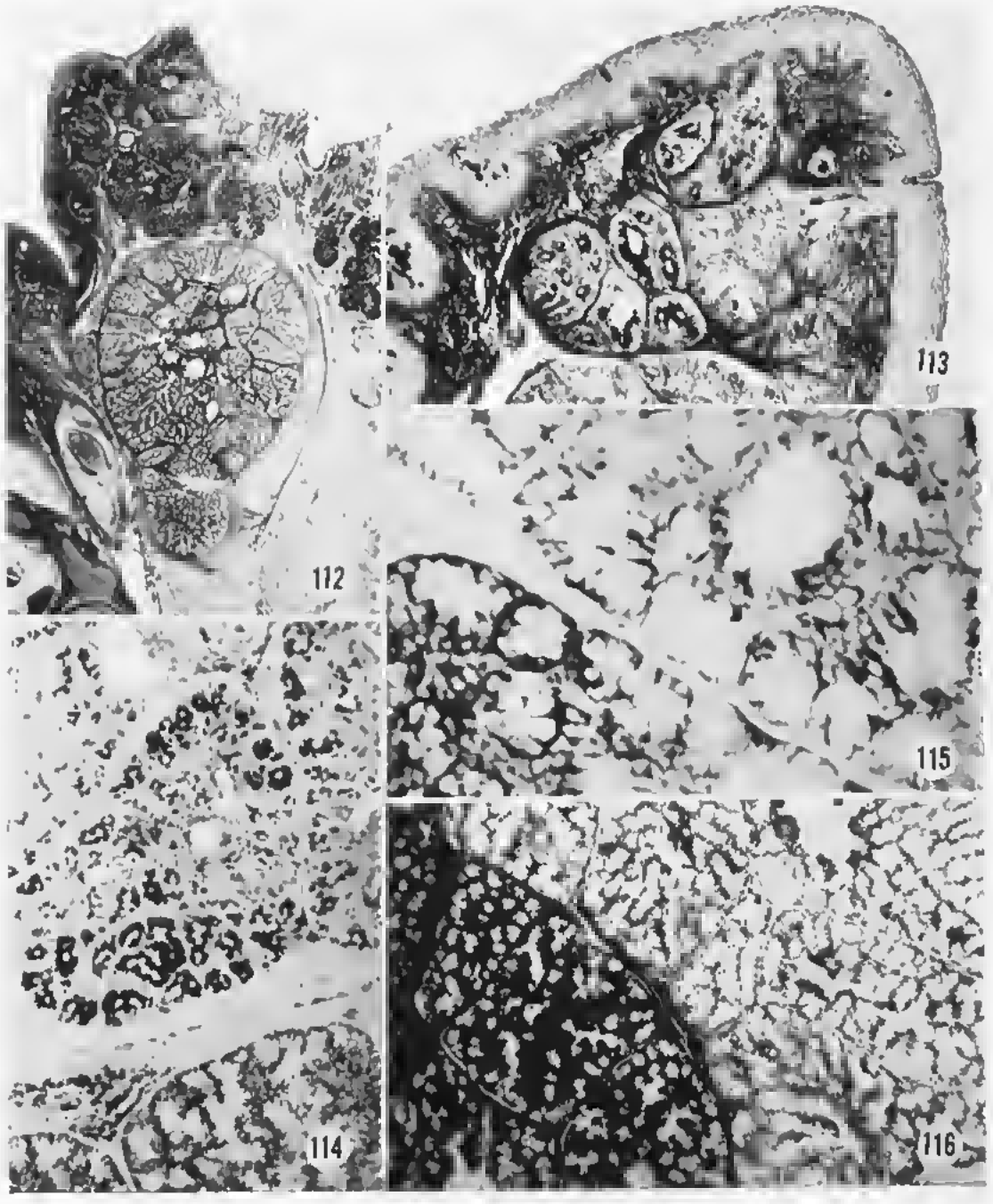


FIG. 117

Coupe parasagittale du plancher buccal de *Trogonophis wiegmanni*. Fuchsine-paraldéhyde-trichrome en un temps, grossissement 24 diamètres, écran orange. Remarquer à gauche le massif rostral de la glande sublinguale, à droite le massif postérieur, plus étendu; noter l'absence de mucocytes dans l'épithélium dorsal de la langue.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

TABLEAU VI

Caractères et répartition des différents types cellulaires dans les glandes sublinguales des Sauriens et des Amphisbéniens

	Massif antérieur		Massif postérieur		
	Partie profonde	Partie moyenne	Partie profonde	Partie moyenne	Cullets
Hoplodactylus	M (*j*) S (∓)	M (*j-v*) S (±)	M (*j*)	M (*j-v*)	M (*v*)
Tarentola	S (+) M (±)	S (+ + +) M (+)	M (*j*) S (+ +)	M (*j*) S (+ +)	M (*b*)
Delma	S (+) M (±)	S (+ + +) M (+ +)	M (*j*) S (+ +)	M (*j-v*) S (+ +)	M (*v-b*)
Lialis	S (∓) M (∓)	M (*j*) S (+ +)	M (*j*) S (+)	M (*v*) S (+)	M (*b*)
Xantusia	M (*v*)	M (*j*)	M (*v*)	M (*j*)	M (*j*)
Anolis	S(++) M (++)	M (*j*) S (+)	Rares cryptes superficielles		M (*j*)
Iguana	S (++) M (++)	M (*j*) S (++)	Rares cryptes superficielles		M (*j*)
Uta	S(+++) M (++)	M (*j*) S (++)	Rares cryptes superficielles		M (*j*)
Phrynosoma	S(+) M (++)	M (*j*) S (+)	Rares crypres superficielles		M (*j*)
Amphibolurus	S (+) M (++)	S (+) M (++)	Pas de massif postérieur		
Physignatus	S(+) M (++)	S (+) M (++)	Pas de massif postérieur		
Brookesia	S (++)	S (++)	M (*j*)	M (*j*)	Stratifié
Lacerta	M (*j*) S (+)	M (*j*) S (+)	M (*j*) S (+ -)	M (*j*) S (∓) M (*b*)	Stratifié
Cordylus	M (*v*) S (+)	M (*v*) S (-)	M (*b*) S (- +)	M (*j*) S (∓)	Stratifié
Cerrhosaurus	M (*j*) S (∓)	M (*j*) S (∓)	M (*v*) S (+)	M (*j*) S (∓)	M (*j*)
Cnemidophorus	M (*j*) S (+)	M (*j*) S (+)	M (*b*) S (+ +)	M (*j*) S (±) M (*j*)	M (*j*)
Ægernia	M (*v*) S (+)	M (*v*) S (+)	M (*v*) S (+)	M (*v*) S (+)	M (*v*) S (+)
Leiolopisma	M (*j*) S (+)	M (*j*) S (-)	M (*j*) S (+)	M (*j*) S (+)	M (*j*) S (+)
Lygosoma	M (*j*) S (+)	M (*b*) S (+)	M (*b*) S (+)	M (*b*) S (+)	M (*j*) S (+)
Feylinia	M (*v*) S (++)	M (*v*) S (++)	M (*v*) S (+ +)	M (*v*) S (++)	Stratifié
Anguis	M (*v*) S (∓)	M (*v*) S (∓)	M (*j*)	M (*j*)	Stratifié
Gerrhonotus	M (*v*) S (∓)	M (*v*) S (∓)	M (*v*) S (∓)	M (*j*)	Stratifié
Ophisaurus	M (*j*) S (+)	M (*j*) S (+)	M (*j*) S (+)	M (*j*)	Stratifié
Anniella	M (*b*) S (+)	M (*b*) S (+)	M (*b*) S (-)	M (*v*)	Stratifiés
Heloderma	M (*b*) S (+)	M (*b*) S (+)	M (*b*) S (+)	M (*j*)	Stratifiés
Varanus	S (+ + +) (1)	M (*j*) S (+) (2)	M (*b*) S (+ +)	M (*j-v*)	Stratifiés
Blanus	M (*j-v*) S (+)	M (*j-v*) S (+)	M (*j-v*) S (+)	M (*b*)	Stratifiés
Trogonophis	M (*b*) S (∓)	M (*b*) S (∓)	M (*b*) S (∓)	M (*j*)	Stratifiés

M = Cellules muqueuses. Les lettres ( ) signalent la teinte du produit de sécrétion après coloration par la méthode de Ravetto, donc le degré d'acidité des mucines.

M S = Cellules muco-séreuses. Les lettres placées après le M ont la même signification que pour les cellules muqueuses. Les + placés après le S indiquent l'abondance des protides.

S M = Cellules séro-muqueuses. Les + placés après les S indiquent l'abondance des protides, les + placés après le M l'intensité de la réaction à l'AlPS.

S = Cellules séreuses. Les + placés après le S indiquent l'abondance des protides.

(1) = Partie rostro-ventrale; (2) = Partie dorso-caudale.

Source : MNHN, Paris

Les glandes sublinguales de *Typhlops punctatus* et *Typhlops braminus* sont formées de tubes glandulaires très longs, pelotonnés et ramifiés; leur calibre est uniforme, un épithélium glandulaire assez haut bordant une lumière relativement réduite. Tous ces tubes débouchent, par un conduit excréteur apparemment unique, allongé et étroit, à l'extrémité antérieure de chaque massif. Les cellules glandulaires appartiennent à un seul type, muco-séreux; le produit de sécrétion, grumeleux, est cyanophile, fortement APS-positif et contient une quantité modérée de protides; il se colore en jaune ou en vert clair à la méthode de Ravetto. Il y a lieu de signaler ici, dans la muqueuse du plancher buccal, de très grandes cryptes glandulaires muqueuses, siégeant pratiquement dans tous les replis de la muqueuse; les rapports de ces structures avec les glandes sublinguales anatomiquement individualisées ne pourraient être précisés de façon définitive que par l'étude embryologique. Par ailleurs, à la partie postérieure de chacune des glandes paires il existe une petite glande monostomatique, assez profonde mais peu ramifiée, étendue dans le sens antéro-postérieur.

Piriformes, à extrémité effilée rostrale, les glandes sublinguales des Booidea (fig. 118), ainsi que les glandes sublinguales antérieures des Colubroidea, présentent, du point de vue de l'anatomie microscopique, les mêmes particularités que celles des Typhlopidae, à ceci près que le nombre des pores excréteurs est supérieur (6 à 8 suivant les espèces). Dans tous les cas les cellules épithéliales sont de type muco-séreux et il n'existe, dans les tubes, aucune différenciation régionale autre que celle des canaux excréteurs. Les cellules sont prismatiques, assez hautes, à noyaux situés dans les régions basales mais n'ayant pas la forme en galette caractéristique des mucocytes classiques (fig. 119). La disposition de la chromatine ne présente rien de particulier et semble varier en fonction du cycle sécrétoire; les nucléoles ne sont jamais volumineux. Les cytoplasmes contiennent le plus souvent une quantité assez importante d'un produit de sécrétion disposé en grains ronds, bien individualisés; certains de ces grains se montrent érythrophiles dans les conditions techniques des trichromes usuels, la plupart étant cyanophiles. Tous sont fortement APS-positifs et se colorent en jaune pâle à la méthode de Ravetto chez la plupart des espèces; une teinte verte, dans ces conditions techniques chez les Boidae, *Denisonia signata* et *Vipera aspis* correspond, comme le montrent les épreuves complémentaires, à la présence d'une sulfonmeine. La teneur du produit de sécrétion en protides est généralement moyenne, les variations spécifiques et individuelles étant notables. Chez *Xenopeltis unicolor*, il existe une petite glande annexe mal individualisée, située au-dessus de chacune des grandes glandes paires; elle est identique à ces dernières du point de vue histologique. Ses deux ou trois orifices excréteurs débouchent un peu en arrière de ceux des glandes principales (fig. 121). Dans la mesure où il est possible d'en juger uniquement sur des coupes longitudinales, *Leptotyphlops dulcis* semble pourvu de deux petites glandes sublinguales, paires et symétriques, ovoïdes, à extrémité rostrale effilée. Leur caractère mono- ou bistomatique n'a pu être précisé. Les tubes glandulaires sont tapissés, sur toute leur étendue, de cellules muco-séreuses cuboïques, fortement APS-positives modérément riche en protides et contenant une mucine acide.

La glande sublinguale postérieure, impaire et médiane, des Colubroidea dérive en réalité, comme le montre la disposition des orifices excréteurs, de la fusion de deux ébauches parasagittales. En outre, le massif unique est divisé en deux portions, antérieure et postérieure, nettement distinctes du fait de leur structure (fig. 122). Le tiers rostral correspond à des tubes glandulaires qui débouchent, par un petit nombre d'orifices groupés en deux amas symétriques par rapport au plan sagittal, à l'extrémité rostrale de l'organe. Les canaux collecteurs, ainsi que les tubes glandulaires qui leur font suite, sont assez larges et revêtus de grands mucocytes, une diminution du diamètre et de la hauteur de l'épithélium marquant le passage à la région profonde, très étendue, des unités sécrétrices; dans cette dernière zone, les cellules épithéliales sont souvent assez pauvres en produit de sécrétion. Le massif glandulaire postérieur, correspondant aux deux tiers de l'organe, est fait de tubes glandulaires dont les collets sont très courts, les segments sécréteurs étant nettement moins longs et moins larges que ceux du massif antérieur; les orifices excréteurs sont beaucoup plus nombreux et disposés en deux rangées dorsales doubles, symétriques par rapport au plan sagittal. Le plan de séparation des deux massifs est incliné dans le sens ventral et aboral, si bien que des coupes transversales passant dans cette région montrent le massif postérieur dans la partie dorsale, le massif antérieur ventral, étant recouvert par lui. Aucune cloison conjonctive ne marque ce plan de séparation, la limite étant formée uniquement par les membranes basales des tubes glandulaires. Du point de vue de la constitution cellulaire, la glande impaire et médiane montre deux types différents (fig. 124 et 126). Les conduits excréteurs du massif antérieur sont tapissées de mucocytes classiques qui s'avancent plus ou moins loin dans la partie voisine des unités sécrétrices. Prismatiques, à noyaux basaux aplatis, ces cellules contiennent un produit de sécrétion moyennement APS-positif, son acidité étant très faible dans la plupart des cas, mais nette chez *Denisonia signata*. Le reste des segments sécréteurs du massif antérieur est tapissé de cellules muco-séreuses

Source : MNHN, Paris

identiques à celles qui forment les tubes des glandes sublinguales paires et symétriques décrites au paragraphe précédent. Tout revêtement muqueux des tubes fait défaut dans le massif postérieur de la glande médiane, l'ensemble de l'épithélium étant constitué par des cellules qui correspondent point par point à celles de la partie profonde du massif antérieur (fig. 125). Il y a lieu de signaler que les deux massifs de la glande impaire et médiane ne fonctionnent pas nécessairement de façon synchrone, d'où possibilité d'aspects assez différents, les caractères histochimiques qui viennent d'être définis ne changeant pas. Les mucocytes du système canaliculaire antérieur manquent chez *Acrochordus javanicus*, *Laticauda colubrina*, *Vipera aspis* et *Atractaspis* sp.; ils forment, au contraire, la majeure partie de ce massif chez *Dasypeltis scaber*, les cellules mucosécrétantes n'existant que dans le fond des tubes.

Chez *Microcephalophis gracilis*, la majeure partie du massif postérieur de la glande médiane, très développée, entoure complètement la gaine de la langue (fig. 127). Chez *Vipera aspis* il existe, à la partie supérieure de la gaine linguale, au niveau de l'orifice de la trachée, un petit massif glandulaire aplati, séparé du reste de la glande sublinguale médiane, mais morphologiquement identique à elle (fig. 128). Dans les deux cas, les orifices excréteurs débouchent dans la gaine linguale et non à travers la muqueuse du plancher buccal. Ce sont ces formations qui, chez les Vipères, ont été décrites sous le nom de glande supralinguale. L'exemple de *Microcephalophis gracilis* montre qu'il n'y a pas lieu d'individualiser ce qui n'est, en réalité, qu'une expansion plus ou moins développée du massif postérieur de la glande sublinguale impaire et médiane.

ADDENDUM

L'examen, en coupes transversales sériées, de deux nouvelles têtes de *Leptotyphlops dulcis*, permet de confirmer et de compléter la description donnée dans le corps de l'article. Il existe une petite glande sublinguale antérieure, paire et symétrique, piriforme, faite de deux massifs monostomatiques juxtaposés. Les canaux excréteurs débouchent, comme d'habitude, dans l'angle antérieur des mandibules. Les cellules glandulaires sont mucoséreuses, à noyaux sphériques et clairs, le produit de sécrétion, peu abondant, étant fortement APS-positif. Il s'agit donc de glandes comparables aux glandes sublinguales antérieures des autres Ophidiens.

Il existe, en outre, une glande sublinguale postérieure, impaire et médiane, représentée, en fait, par un simple champ glandulaire. Des cryptes profondes et ramifiées sont tapissées, en dehors de cæcums assez courts, d'un épithélium dont les caractères morphologiques généraux (taille des cellules, dimensions et emplacement des noyaux) rappellent de près ceux du stratum basal de la muqueuse buccale. Le produit de sécrétion est APS-positif. Ce champ glandulaire s'étend sur la partie antérieure de la gaine linguale dont il ne recouvre que le plancher, sans même atteindre les bords latéraux.

FIG. 118

Détail d'une coupe transversale du plancher buccal d'*Eryx johni*. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 24 diamètres, écran vert. Remarquer la glande sublinguale antérieure, ovoïde et fortement APS-positive et les mucocytes dans les plis de l'épithélium buccal; la langue apparaît dans l'angle supérieur droit du cliché.

FIG. 119

Détail d'une coupe voisine de la précédente. Trichrome en un temps, grossissement 375 diamètres, écran vert. Remarquer l'uniformité de la constitution cellulaire.

FIG. 120

Coupe parasagittale du plancher buccal de *Dasypeltis scaber*. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 24 diamètres, écran vert. Remarquer à droite la glande sublinguale antérieure, fortement APS-positive; la partie rostrale de la glande sublinguale médiane et postérieure apparaît à gauche.

FIG. 121

Coupe parasagittale du plancher buccal de *Xenopeltis unicolor*. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 24 diamètres, écran vert. Remarquer la petite glande annexe qui surmonte le massif principal de la glande sublinguale antérieure.

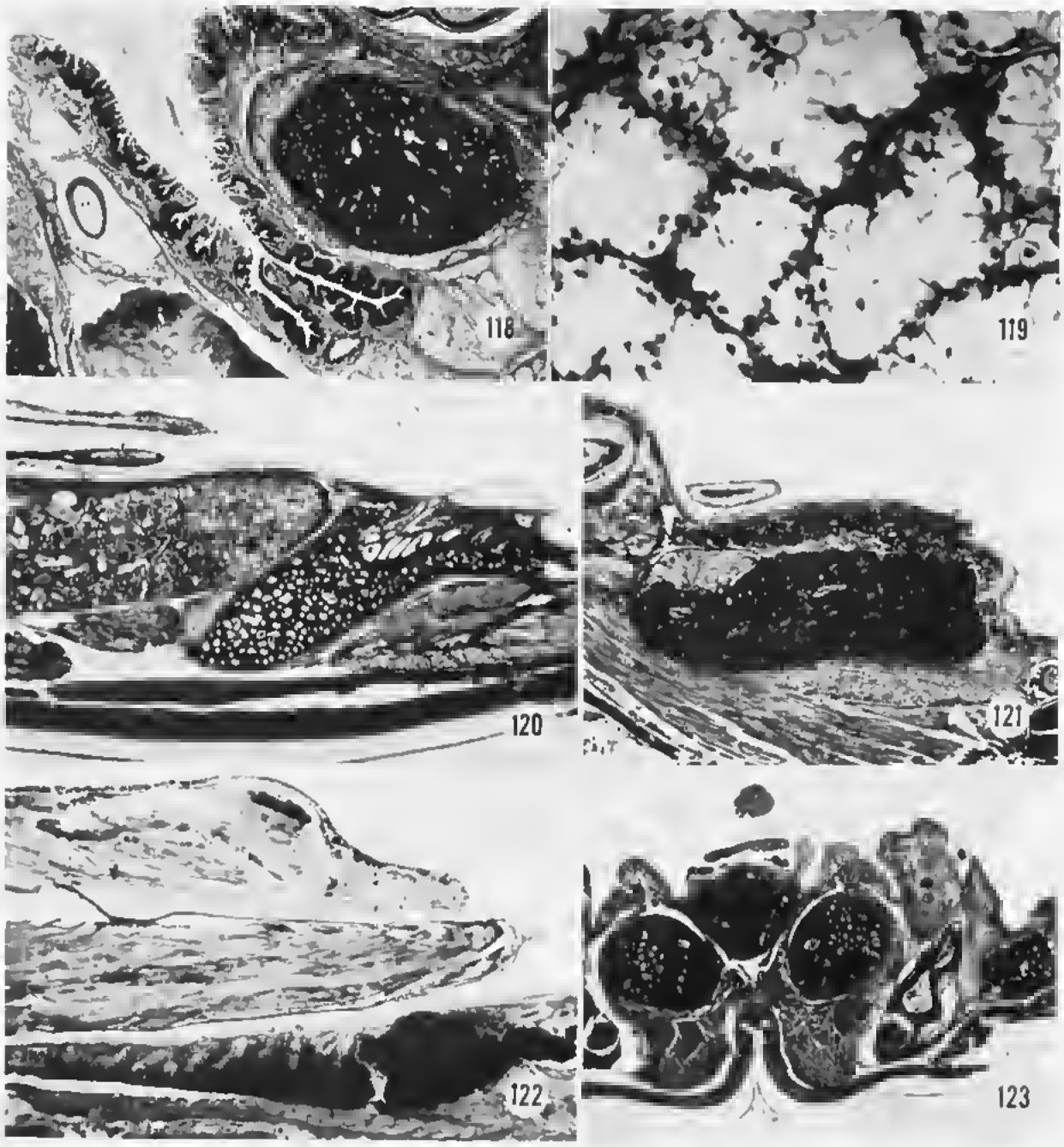
FIG. 122

Coupe parasagittale du plancher buccal de *Natrix maura*. Méthode de Mowry au bleu alcian-APS, grossissement 24 diamètres, écran orange. Remarquer la dualité de la glande sublinguale postérieure et impaire, les rares conduits excréteurs du massif rostral de l'organe (bord droit de la figure) et les nombreux conduits excréteurs du massif postérieur (partie gauche de la figure).

FIG. 123

Coupe transversale du plancher buccal de *Crotalus atrox*. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 24 diamètres, écran vert. Remarquer, de part et d'autre de la ligne médiane, les glandes sublinguales antérieures; la glande sublinguale postérieure se trouve entre elles.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

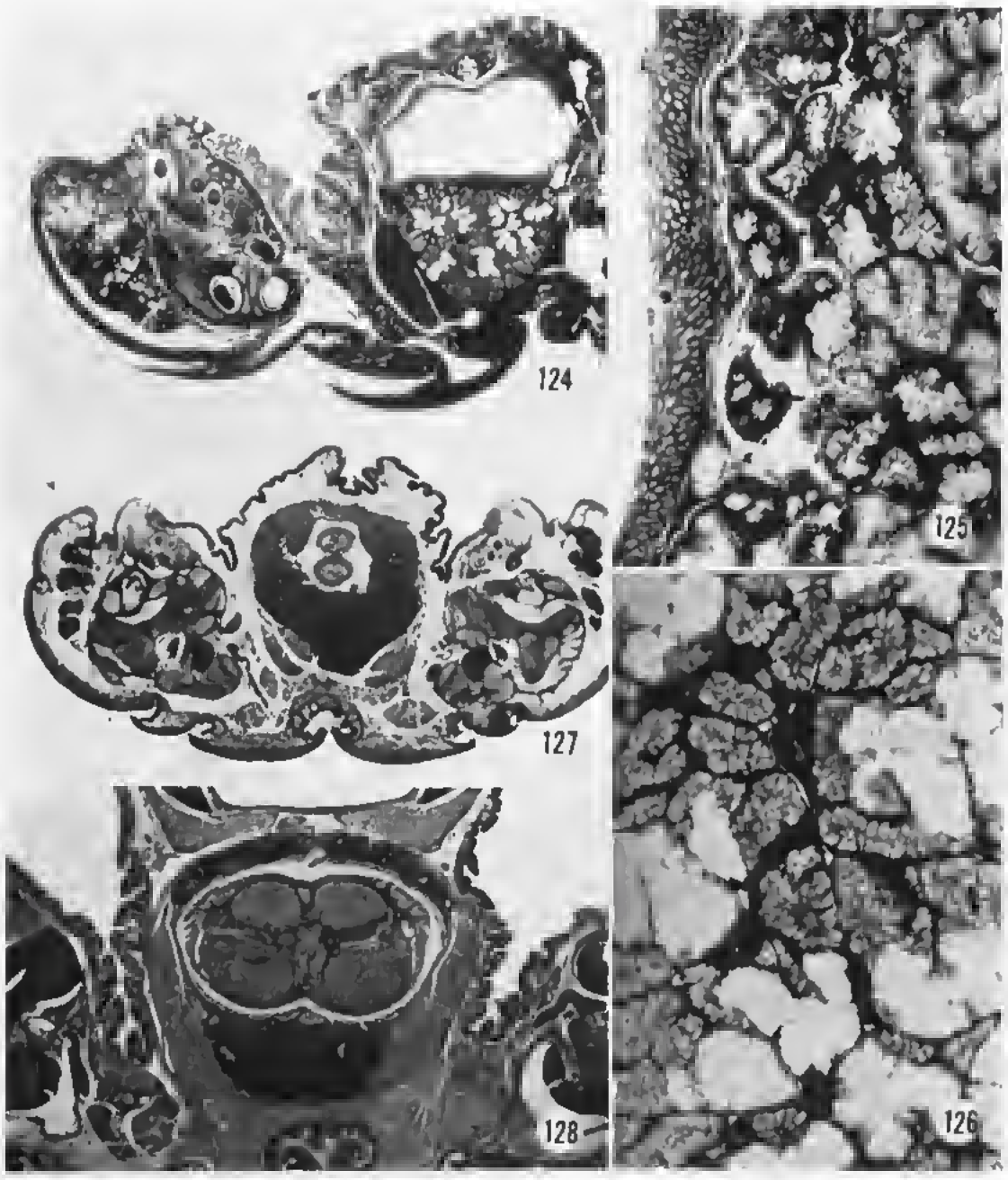


Fig. 124

Coupe transversale du plancher buccal de *Natrix maura*. Trichrome en un temps, grossissement 24 diamètres, écran vert. Remarquer la dualité cellulaire de la glande sublinguale postérieure et médiane (partie droite de la figure) et les trois catégories cellulaires du massif labial (partie gauche de la figure).

Fig. 125

Détail de la partie postérieure de la glande sublinguale médiane de *Natrix maura*. Trichrome en un temps, grossissement 150 diamètres, écran vert. Remarquer l'uniformité de l'épithélium glandulaire, composé uniquement de cellules muco-séreuses. L'épithélium du plancher buccal apparaît à gauche.

Fig. 126

Détail de la coupe représentée fig. 124. Grossissement 150 diamètres. Remarquer la dualité cellulaire de la partie rostrale de la glande sublinguale médiane, composée de cellules muqueuses et muco-séreuses.

Fig. 127

Coupe transversale du plancher buccal de *Microcephalophis gracilis*. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 24 diamètres, écran vert. Remarquer le grand développement de la glande sublinguale postérieure et médiane, qui entoure entièrement l'étui lingual, ainsi que le faible développement des glandes labiales inférieures.

Fig. 128

Détail d'une coupe transversale du plancher buccal de *Vipera aspis*. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, grossissement 24 diamètres, écran vert. Remarquer la coupe transversale de la langue, avec, au-dessous d'elle la partie toute postérieure de la glande sublinguale médiane et au-dessus d'elle la « glande supra-linguale » de certains auteurs.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU VII

Caractères et répartition des différents types cellulaires dans les glandes sublinguales des Ophidiens

	Glande antérieure paire	Glande postérieure médiane		
		Massif rostral		Massif caudal
		Partie profonde	Partie superficielle	
Typhlops punctatus	M (*j*) S (+)			
Typhlops braminus	M (*j*) S (+)			
Leptotyphlops dulcis	M (*b*) S (+)			
Lichanura roseafusca	M (*j*) S (+)			
Eryx johni	M (*v*) S (+ +)			
Marcia spilates	M (*j-v*) S (+)			
Calabaria reinhardti	M (*j*) S (+)			
Cylindrophis rufus	M (*j*) S (+)			
Xenopeltis unicolor	M (*v*) S (+)			
Acrochordus javanicus	M (*j*) S (+)	M (*j*) S (+)	M (*j*) S (+)	M (*j*) S (+)
Coronella austriaca	M (*j*) S (+)	M (*b*) S (+)	M (*j*)	M (*b*) S (+)
Natrix maura	M (*j*) S (+ +)	M (*b*) S (+ +)	M (*j*)	M (*b*) S (+ +)
Natrix natrix	M (*j*) S (+ +)	M (*b*) S (+ +)	M (*j*)	M (*b*) S (+ +)
Storeria occipitomaculata	M (*j*) S (+ +)	M (*j*) S (+ +)	M (*v*)	M (*j*) S (+ +)
Boaedon fuliginosus	M (*j*) S (+ +)	M (*j*) S (+ +)	M (*j-v*)	M (*j*) S (+ +)
Oligodon taeniatus	M (*j*) S (+ +)	M (*j*) S (+ +)	M (*j*)	M (*j*) S (+ +)
Dasypeltis scaber	M (*j*) S (+ +)	M (*j*) S (+ +)	M (*j*)	M (*j*) S (+ +)
Eukydris enhydris	M (*j*) S (+ +)	M (*j*) S (+ +)	M (*j*)	M (*j*) S (+ +)
Dispholidus typus	M (*j*) S (+ +)	M (*j*) S (+ +)	M (*j*)	M (*j*) S (+ +)
Deuisonia signata	M (*j*) S (+ +)	M (*v*) S (+ +)	M (*b*)	M (*v*) S (+ +)
Microcephalophis gracilis	M (*j*) S (+)	M (*j*) S (+)	M (*j*)	M (*j*) S (+)
Laticauda colubrina	M (*j*) S (+)	M (*j*) S (+)	M (*j*) S (+)	M (*j*) S (+)
Vipera aspis	M (*v*) S (+)	M (*v*) S (+)	M (*v*) S (+)	M (*v*) S (+)
Atractaspis sp.	M (*j*) S (+)	M (*j*) S (+)	M (*j*) S (+)	M (*j*) S (+)
Crotalus atrox	M (*j-b*) S (+)	M (*j-b*) S (+)	M (*j*)	M (*j-b*) S (+)
Crotalus viridis	M (*j*) S (+)	M (*j*) S (+)	M (*j*)	M (*j*) S (+)

M Cellules muqueuses. Les lettres () signalent la teinte du produit de sécrétion après coloration par la méthode de Ravetto, donc le degré d'acidité des mucines.

M S Cellules muco-séreuses. Les lettres placées après le M ont la même signification que pour les cellules muqueuses. Les + placés après le S indiquent l'abondance des protides.

S M Cellules séro-muqueuses. Les + placés après le S indiquent l'abondance des protides, les + placés après le M l'intensité de la réaction à l'APS.

S Cellules séreuses. Les + placés après le S indiquent l'abondance des protides.

Source : MNHN, Paris

Discussion.

La structure des glandes sublinguales des Lépidosauriens est sujette á d'importantes variations suivant les familles et même les espéces; de toutes les glandes salivaires, ce sont celles dont les différences suivant la position systématique des animaux sont les plus grandes. L'examen de notre matériel illustre le bien-fondé de la conception de Fahrenholz (1937), postulant le développement phylétique des glandes salivaires en général et de celles de la cavité buccale en particulier à partir d'un champ glandulaire superficiel, allant, à l'origine, d'un maxillaire à l'autre. A partir de cet état primitif, la concentration des orifices et le développement se font, dans la plupart des cas, dans deux territoires préférentiels formant un V qui double intérieurement la partie dentale du maxillaire inférieur; par ailleurs, les tubes issus des cryptes primitives se diversifient á l'échelle de l'anatomie microscopique; en troisième lieu, les tubes de la région rostrale subissent souvent une hypertrophie qui peut être considérable. Il y a lieu d'insister sur le fait que l'évolution des glandes suivant les trois tendances qui viennent d'être définies n'est nullement parallèle; c'est ainsi que la concentration et l'hypertrophie atteignent un maximum dans les glandes sublinguales paires des Typhlopidae, la diversification histologique étant, au contraire, nulle. De nombreux types structuraux se trouvent ainsi réalisés; une certaine schématisation permet de les réduire à neuf. Leur énumération, faite ci-dessous, ne représente nullement une hiérarchisation suivant la complexité croissante.

1. La glande sublinguale de *Xantusia henshawi* est anatomiquement individualisée, profondément enfoncée dans le plancher buccal et constituée uniquement de tubes muqueux. Il s'agit donc d'un organe homogéne, la concentration des unités sécrétrices étant assez poussée, sans qu'il y ait en même temps diversification ou hypertrophie sélective.

2. Les Anguioidea sont pourvus d'une glande sublinguale constituée de tubes muqueux et muco-séreux assez profonds, leurs orifices étant plus ou moins éparpillés dans la région rostrale et les faces dorsales et médiales de l'organe. La concentration est forte, mais on constate une tendance à l'hypertrophie des tubes de la région antérieure, tendance qui, chez les espéces où elle est la plus accentuée, va de pair avec la réduction des tubes de la région postérieure. La diversification histologique est constante.

3. Dans le cas des Lacertoidea, Scincoidea et Amphisbéniens, la glande est bien individualisée, mais nettement divisée en une partie antérieure, relativement réduite et une partie postérieure, beaucoup plus développée. La première est constituée de tubes peu nombreux, longs et contournés, la seconde étant, au contraire, formée de tubes nombreux et larges, mais relativement courts. Les orifices excréteurs sont situés sur toutes les faces libres de la glande, mais il existe une certaine concentration dans la partie rostrale. Chez *Cnemidophorus tigris* et *Gerrhosaurus flavigularis* quelques tubes rostraux, très allongés et élargis, s'enfoncent sous la partie postérieure de l'organe. La séparation des massifs antérieurs et postérieurs est la plus nette chez les Scincoidea et les Amphisbéniens. La concentration des orifices est donc peu poussée, mais la diversification histologique est assez accentuée puisque l'épithélium qui tapisse les tubes du massif antérieur et le fond des tubes du massif postérieur est constitué, chez les Lacertoidea et les Amphisbéniens, de cellules muco-séreuses, le reste de la glande étant muqueux; les sublinguales des Scincoidea sont entièrement composés de cellules muco-séreuses, mais leur morphologie diffère profondément selon les zones.

4. La glande sublinguale des Iguania, accolée au maxillaire, est plus ou moins réduite du fait de l'atrophie du massif postérieur. Le massif antérieur est formé de longs tubes élargis en sacs, revêtus d'un épithélium séreux ou séro-muqueux; tous les orifices excréteurs se situent dans le tiers antéro-interne de l'organe. Le massif postérieur, muqueux est encore assez bien développé chez *Brookesia spectrum*, réduit à quelques cryptes chez les Iguanidae; son atrophie est complète chez les Agamidae. L'hypertrophie et la diversification des tubes antérieurs sont donc fortes, la concentration des orifices étant variable et pouvant aller jusqu'á la disparition des cryptes muqueuses.

5. Chez les Gekkonidae et les Pygopodidae, on rencontre un champ glandulaire allant, en fait, d'une branche maxillaire á l'autre, l'individualisation de deux glandes sublinguales étant justifiée par le développement inégal des tubes; en effet, ceux-ci atteignent progressivement un développement important dans des zones symétriques par rapport au plan sagittal, dans le tiers antérieur du champ glandulaire. Quelques tubes de la région toute rostrale sont très hypertrophiés et s'allongent en profondeur jusqu'au-delà de la limite postérieure du champ glandulaire. Un épithélium de type séro-muqueux existe le plus souvent dans les

Source : MNHN, Paris

tubes rostraux, un épithélium muco-séreux, puis muqueux, se substituant progressivement à lui dans le sens rostro-caudal. La concentration des orifices est donc très faible, mais la diversification et l'hypertrophie des tubes rostraux sont des plus nettes.

6. *Varanus salvator* est pourvu d'une part de deux massifs glandulaires profonds, allongés, pairs et symétriques, constitués de segments séreux et séro-muqueux débouchant tous dans la région rostrale, d'autre part de trois massifs superficiels, un médian et deux latéraux, composés d'unités sécrétrices multiples, les unes muqueuses, la plupart muqueuses et muco-sérenses. Il existe donc une hypertrophie et une diversification extrêmement poussées de quelques tubes rostraux qui forment deux glandes anatomiquement individualisées. Au contraire, dans les massifs superficiels, la concentration et l'hypertrophie sont faibles, seule la diversification étant nette.

7. Les glandes sublinguales des Booidea sont bien individualisées, constituées par six ou huit tubes muco-séreux homogènes et identiques entre eux, longs et très ramifiés, tous les orifices étant groupés à l'extrémité rostrale de l'organe. L'hypertrophie des tubes rostraux et la concentration de leurs orifices sont donc très poussées, mais il n'existe pas de diversification histologique. La petite glande accessoire de *Xenopeltis unicolor* ne modifie guère le schème général.

8. Dans le cas des Typhlopidae, les deux glandes sublinguales sont plus développées et allongées que chez les Booidea, mais l'architecture générale et la constitution cellulaire sont les mêmes, la concentration des orifices étant encore plus poussée puisqu'il n'en existe plus qu'un. On rencontre, en outre, deux petites glandes postérieures, monostomatiques et muqueuses, qui débouchent dans la gaine de la langue.

9. Les Colubroidea sont pourvus, à côté de glandes paires et antérieures, identiques à celles des Booidea, d'une glande postérieure, impaire et médiane, née, selon toute probabilité, de la coalescence d'ébauches paires et symétriques. La division en massifs antérieurs et postérieurs de cette glande impaire et médiane, ainsi que l'emplacement des orifices excréteurs, ne sont pas sans rappeler l'architecture des glandes sublinguales paires des Scincoidea.

Il va de soi que l'individualisation des types décrits ci-dessus gagnerait grandement en fermeté si le développement embryonnaire des glandes sublinguales était connu de façon suffisamment détaillée, ce qui n'est malheureusement pas le cas; aucun des travaux qui nous ont été accessibles ne comporte de précisions à cet égard.

La forme des unités sécrétrices dont sont composées les glandes sublinguales mérité d'être discuté. En effet et contrairement aux glandes de la cavité buccale des Batraciens et des Mammifères, ces unités sécrétrices sont de type tubuleux. Il existe, certes, des collets marqués d'un petit rétrécissement, mais la lumière reste de diamètre constant dans la majeure partie de la portion à proprement parler glandulaire; dans le cas où il existe, l'élargissement en sacs de la portion borgne des tubes glandulaires est manifestement une acquisition secondaire qui, de toute façon, n'altère pas le caractère tubuleux de l'ensemble. Ce fait est d'autant plus remarquable que la longueur relative des unités sécrétrices et la spécialisation des catégories cellulaires témoignent d'un degré élevé d'évolution.

Du point de vue des relations entre unités sécrétrices voisines, il y a lieu de souligner la rareté des tubes glandulaires composés, les tubes ramifiés étant, au contraire, très fréquents. Ce caractère implique la multiplicité des orifices excréteurs et explique le caractère polystomatique de la glande. Les auteurs actuels admettent, avec Fahrenholz (1937) que le caractère monostomatique représente le degré ultime dans la spécialisation des glandes de la cavité buccale. L'évolution vers ce terme est plus marqué pour les massifs rostraux des glandes sublinguales que pour les massifs aboraux; c'est dans le cas des Ophidiens et surtout des Typhlopidae qu'elle est la plus poussée.

Contrairement à beaucoup d'autres glandes tubuleuses, les glandes sublinguales des Lépidosauriens ne sont jamais pourvues de cellules myo-épithéliales; de même, les cloisons qui séparent les massifs ou les groupes de tubes chez les espèces de grande taille ne contiennent pas de fibres musculaires. Il paraît légitime d'établir un rapport entre l'absence de toute musculature intrinsèque susceptible d'aider à l'évacuation des produits de sécrétion et le développement considérable de la musculature extrinsèque, représentée par l'ensemble des muscles du plancher buccal.

Source : MNHN, Paris

Il résulte de la description donnée précédemment que les quatre types de cellules glandulaires définis dans l'introduction de ce travail existent dans les glandes sublinguales, mais ils sont très inégalement représentés.

Les cellules muqueuses peuvent résumer, à elles seules, la partie sécrétrice des glandes sublinguales, être majoritaires, minoritaires ou faire complètement défaut (voir tableau VI). Leurs caractères morphologiques généraux ne présentent rien de particulier par rapport aux éléments de même nature chez les autres Vertébrés; on retrouve la position basale et la forme en galette du noyau, les travées cytoplasmiques entourant les boules ou flaques de produit de sécrétion, travées dans lesquelles se logent des chondriosomes, l'absence d'ergastoplasme. L'appellation « cellules caliciformes » a été utilisée par les auteurs anciens pour désigner les éléments en question; il s'agit d'un abus de langage, les mucocytes des glandes salivaires des Reptiles n'ayant jamais la forme qui justifie cette dénomination. Du point de vue histochimique, l'absence de ribonucléine va de pair avec celle d'un ergastoplasme, signalée ci-dessus; l'absence de toute accumulation particulière de protides va de soi. En ce qui concerne les mucines, nous n'avons à signaler aucun cas de sulfomucines très acides où l'estérification sulfurique des groupements glycol va jusqu'à rendre négative la réaction à l'APS. Il s'agit donc de mucines plus ou moins acides, toujours APS-positives, prenant, après coloration par la méthode de Ravetto, une teinte jaune ou verte allant rarement jusqu'au bleu franc. De même, l'épreuve de la méthylation réversible ne se solde que rarement par la perte totale de l'affinité pour le bleu alcian après saponification des coupes méthylées. Il résulte du tableau VI que le degré d'acidité des mucines présente d'importantes variations spécifiques et individuelles; des différences un peu moindres, mais notables, peuvent exister de cellule à cellule et l'interprétation de cette variabilité est réservée aux travaux futurs, puisque notre comparaison porte, selon toute probabilité, sur des animaux autopsiés à des stades différents du cycle sécrétoire. Du point de vue de la localisation au sein de la glande, il y a lieu de signaler la prédominance très fréquente des mucocytes classiques dans les massifs postérieurs des espèces dont les glandes sublinguales sont composites. L'arbre excréteur du massif antérieur de la glande impaire et médiane des Colubroidea représente le deuxième siège d'élection de ces éléments. Dans les cas où les collets des tubes glandulaires contiennent des mucocytes, les mucines de ceux-ci sont nettement plus acides que celles des corps des tubes; les caractères généraux des cellules des collets se rapprochent d'ailleurs de ceux des mucocytes intra-épithéliaux de la cavité buccale, envisagée dans un paragraphe suivant.

Les cellules muco-séreuses, les plus fréquentes dans les glandes sublinguales présentent, du point de vue morphologique, une certaine hétérogénéité. Celles des Ophidiens s'écartent du mucocyte classique par la forme sphérique du noyau et l'absence, dans le cytoplasme, de produit de sécrétion en flaque, les grains étant bien individualisés dans tous les cas; chez les Sauriens, il existe souvent un certain aplatissement des noyaux, l'allure générale des cellules rappelant davantage celle des cellules muco-séreuses des glandes labiales des Serpents. Le caractère histochimique majeur qui justifie l'individualisation de ce type cellulaire est la coexistence, dans le produit de sécrétion, de mucines acides et de protides. Il en résulte que celui-ci peut se montrer, dans les conditions techniques des trichromes usuels, à la fois cyanophile et érythrophile. Il est toujours APS-positif et prend, en outre, tous les colorants signalétiques des mucines acides, le degré d'acidité étant variable suivant les cas. Les groupements très acides sont plus rares que dans le cas des mucocytes classiques, ce qui explique que la teinte jaune ou verte domine dans ces éléments après coloration par la méthode de Ravetto. De même, la métachromasie est généralement de type *béta*. Par ailleurs, la réaction à l'alloxane-Schiff, la tétrazoréaction de Danielli et les méthodes de détection des protides sulfhydrilés donnent des résultats plus ou moins positifs (voir tableau VI). Le fond des tubes glandulaires des massifs postérieurs et les corps des tubes des massifs antérieurs en représentent le siège d'élection chez les Sauriens et les Amphisbéniens; dans les glandes sublinguales des Ophidiens, cette catégorie cellulaire représente l'élément dominant et est souvent seule présente. Elle est, chez *Varanus salvator*, localisée aux trois massifs superficiels.

Les cellules séro-muqueuses, encore APS-positives mais dépourvues de mucines acides histochimiquement décelables, érythrophiles et riches en protides, sont assez pauvrement représentées dans les glandes sublinguales des Lépidosauriens. Nous les avons rencontrées dans la majeure partie des massifs antérieurs de la plupart des Gekkota, ainsi que de tous les Iguanidae et Agamidae étudiés ici. Il résulte des descriptions données à propos des différentes familles que les cellules en question, prismatiques ou cubiques, sont caractérisées par des noyaux proches du pôle basal, mais sphériques et à chromatine assez clairsemée, les produits de sécrétion étant représentés par des grains sphériques, égaux entre eux; l'allure générale de ces éléments rappelle donc de très près celle de la cellule glandulaire « séreuse » des auteurs classiques.

Des cellules sérenses au sens de la définition adoptée ici, c'est-à-dire élaborant des produits entière-

Source : MNHN, Paris

ment dépourvus de constituantes glucidiques histo-chimiquement décelables, donc APS-négatives, mais très riches en protides, sont rares dans les glandes sublinguales. Elles n'existent que chez *Brookesia spectrum* où elles tapissent entièrement les tubes glandulaires du massif antérieur et chez *Varanus salvator* où elles forment à elles seules la partie antéro-ventrale des deux glandes profondes.

L'hétérogénéité de structure des glandes sublinguales est grande à l'échelle des sous-ordres, mais les différents types anatomiques que nous avons énumérés ci-dessus se superposent fort bien au découpage en groupes d'importance moindre; dans certains cas, l'organe est homogène à l'échelle de l'infra-ordre, dans d'autres sa structure est caractéristique d'une superfamille ou, plus rarement, d'une famille. Dans la mesure où notre matériel permet d'en juger, les différences spécifiques sont souvent aussi importantes que celles qui existent entre familles voisines les unes des autres.

Les particularités morphologiques de la glande sublinguale des Xantusidae méritent une mention à part, puisque cet organe diffère nettement de celui des autres Gekkota; de même, le massif postérieur de la glande sublinguale des Chamaeleonidae n'a pas son équivalent chez les autres Iguania, alors que le massif antérieur est très comparable dans les deux cas, ses caractères étant bien particuliers. Enfin, il convient d'insister sur le fait que la glande sublinguale des Varanidae, constituée par deux massifs profonds, pairs et symétriques et par trois massifs superficiels, les uns et les autres très allongés dans le sens aboral, diffère profondément de celle de tous les autres Sauriens.

Parmi les Ophidiens, les Colubroidea s'opposent à tous les autres Serpents étudiés en raison de la présence d'une glande sublinguale postérieure, impaire et médiane, alors que seules des glandes paires, symétriques et rostrales, existent chez les Booidea, les Typhlopidae et les Leptotyphlopidae. Cette glande postérieure, caractéristique des Colubroidea (Aerochordidae inclus), dérive, comme l'a montré Reichel (1882), d'ébauches paires, le seul vestige de cette origine étant, chez l'animal adulte, la disposition des conduits excréteurs en deux rangées symétriques par rapport au plan sagittal. Son étude histologique apporte une précision surprenante et qui semble avoir échappé à nos prédécesseurs, à savoir l'existence, de part et d'autre de la ligne médiane, de massifs antérieurs et postérieurs impossibles à discerner à la dissection, mais faciles à distinguer sur coupes longitudinales. Il en résulte que la glande sublinguale médiane et postérieure des Colubroidea rappelle, à la coalescence près, les glandes sublinguales paires des Amphisbéniens et de certains Sauriens, en particulier des Lacertoidea et des Scincoidea. Tous ces animaux comportent, en effet, des massifs antérieurs et postérieurs dont les conduits excréteurs présentent une topographie rigoureusement comparable à celle des parties droites et gauches de la glande médiane des Colubroidea. Par ailleurs, il convient de souligner les ressemblances qui existent entre les glandes sublinguales de ces derniers et celles de *Varanus salvator;* les unes et les autres présentent deux massifs profonds, pairs et symétriques, débouchant à l'extrémité rostrale du plancher buccal, ainsi que des massifs superficiels qui s'étendent loin en arrière et sont pourvus de nombreux orifices excréteurs sur leur face dorsale. Toutefois, ces massifs semblent avoir atteint un stade plus évolué chez les Colubroidea, si l'on en juge par leur concentration plus poussée et par l'hypertrophie des tubes de la zone antérieure.

La formation individualisée, chez certains Ophidiens du genre *Vipera*, sous le nom de glande supralinguale, formation que nous avons retrouvées chez *Microcephalophis gracilis*, ne représente en réalité qu'une expansion dorsale de la partie aborale de la glande sublinguale impaire et médiane.

Il résulte de l'ensemble des données histologiques que des mucines peu acides dominent largement dans le produit de sécrétion élaboré par les glandes sublinguales des Squamates; toutefois, des éléments plus ou moins riches en protides existent chez la quasi-totalité des espèces et ces composés sont particulièrement bien représentés chez les Iguania. La comparaison des données histochimiques correspondant aux différentes espèces (voir tableaux IX et VII) fait apparaître une certaine homogénéité à l'échelle de la famille. Pas plus que pour les autres données, les résultats histochimiques ne permettent de dégager une sériation d'ensemble conforme aux conceptions actuelles sur les lignées évolutives au sein des Lépidosauriens.

C. *Glandes linguales.*

L'anatomie macroscopique de la langue des Lépidosauriens est, certes, bien connue et utilisée depuis longtemps par les sytématiciens, mais l'histologie des glandes linguales ne semble pas avoir véritablement retenu l'attention des auteurs, si bien que la revue générale de Fahrenholz (1937) rend éloquemment compte

Source : MNHN, Paris

de notre manque d'information. Les publications postérieures à cette date qui nous ont été accessibles ne comportent aucune mention concernant les glandes linguales, auxquelles les techniques histologiques modernes ne semblent pas avoir été appliquées.

Anatomie.

La seule donnée à retenir ici est l'extension du champ glandulaire que représente l'ensemble des glandes linguales. Leur absence chez l'ensemble des Ophidiens et chez les Varanidae, Reptiles à langue cylindrique, coulissant dans une gaine et profondément échancrée, est bien connue depuis les travaux classiques. Les auteurs dont les résultats sont résumés par Fahrenholz insistent sur le développement important des glandes linguales chez les espèces à langue épaisse et charnue, notamment les Gekkonidae et les Agamidae.

Nos données personnelles confirment l'absence de glandes linguales chez les Ophidiens et les Varanidae; en outre, ces formations font entièrement défaut chez les Amphisbéniens (fig. 117 et 133). Il faut souligner ici que l'examen macroscopique ne permet pas toujours une appréciation exacte de l'étendue du champ glandulaire que forment les glandes linguales et que même l'existence de celles-ci peut échapper dans ces conditions. La pointe de la langue est, chez toutes les espèces examinées, dépourvue de glandes, cette zone kératinisée ou recouverte de muqueuse malpighienne pouvant aller jusqu'au tiers moyen de l'organe; elle correspond à l'ensemble de la face dorsale chez *Xantusia vigilis*, *Lacerta muralis* et *Cnemidophorus tigris*, espèces où seul l'examen histologique fait apparaître quelques cryptes muqueuses à l'extrémité toute postérieure de l'organe. La forme générale du champ glandulaire est celle d'un écusson étiré en une pointe médiane vers l'extrémité antérieure, en deux pointes latérales entre lesquelles vient s'insérer le larynx vers l'extrémité postérieure. Chez tous les Iguania étudiés ici le champ glandulaire, très étendu dans le sens antéro-postérieur, déborde, dans la partie libre de l'organe, sur les versants latéraux et atteint la partie inférieure de la langue; l'extension latérale est moindre chez les Gekkonidae et Pygopodidae. De toute manière, la tendance de Fahrenholz à distinguer des glandes linguales supérieures et inférieures doit paraître excessive, puisqu'il s'agit toujours d'un champ glandulaire continu. Rappelons, dans ce contexte, que la glande « supra-linguale » des Vipères correspond, en fait, à une extension dorsale de la glande sublinguale postérieure et médiane, décrite dans le paragraphe précédent.

Histologie.

Dans les travaux classiques dont la synthèse est faite par Oppel (1900), les glandes linguales des Lépidosauriens sont considérées comme étant muqueuses et Fahrenholz (1937) admet implicitement cette interprétation, en utilisant le terme de « cellules caliciformes » pour désigner les éléments constitutifs des cryptes. Raynaud (1961) admet le caractère muqueux des glandes linguales d'*Anguis fragilis*.

Nos propres résultats sont groupés suivant l'ordre zoologique.

Les Gekkonidae et Pygopodidae sont caractérisés par des glandes linguales bien développées, formant des cryptes profondes mais peu ramifiées (fig. 129); l'extension du champ glandulaire sur les faces latérales de la langue a été rappelée ci-dessus. Comme chez tous les Sauriens, la profondeur des cryptes augmente progressivement d'avant en arrière, pour atteindre assez vite un maximum qui se maintient presque jusqu'à l'extrémité postérieure. Du point de vue histologique, il s'agit de cryptes tapissées d'une seule couche de cellules, les caractères morphologiques généraux variant assez peu depuis le fond jusqu'à la surface où l'épithélium glandulaire fait place à un épithélium pavimenteux stratifié; la participation de ce dernier au revêtement est beaucoup plus grande dans les parties antérieures que dans les parties postérieures. Les caractères cytologiques et histochimiques diffèrent suivant les familles. Chez les Gekkonidae, il s'agit de mucocytes classiques, à noyaux basaux aplatis en galette, le produit de sécrétion, toujours très abondant, étant une mucine acide. L'acidité de ce produit diminue régulièrement depuis le fond des cryptes jusqu'à la surface chez *Hoplodactylus pacificus*; chez *Tarentola mauritanica*, un gradient de même sens existe à l'intérieur de chaque

Source : MNHN, Paris

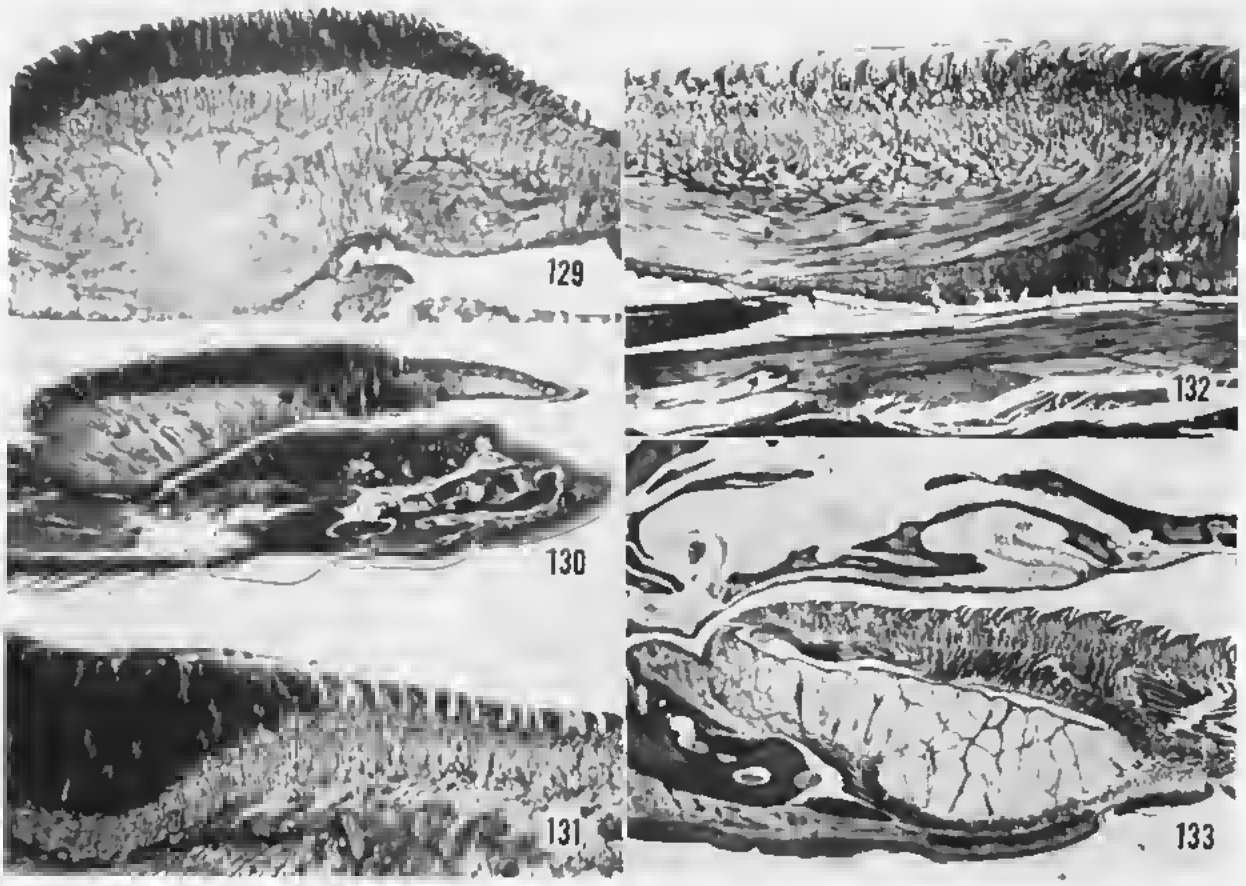


FIG. 129

Langue de *Turentola mauritanica* en coupe sagittale. Réartion à l'APS-hématoxyline-piero-indigocarmin, grossissement 24 diamètres, écran vert. Remarquer la grande étendue du massif glandulaire et l'épithélium épidermoïde de la partie rostrale (à droite).

FIG. 130

Coupe parasagittale du plancher buccal d'*Anniella pulchra*. Réaction à l'APS-hématoxyline-piero indigocarmin, grossissement 24 diamètres, écran vert. Remarquer l'apparition brusque des glandes linguales et la glande sublinguale.

FIG. 131

Détail d'une coupe de la langue de *Gerrhonotus multicarinatus*. Même technique et même grossissement que fig. 130. Remarquer le passage brusque de l'épithélium épidermoïde de la zone rostrale (à droite) au champ glandulaire (à gauche).

FIG. 132

Détail d'une coupe de la langue de *Gerrhosaurus flavigularis*. Même technique et même grossissement que fig. 130 et 131. Remarquer le très faible développement des glandes linguales, présentes uniquement à la partie postérieure de la langue (à droite).

FIG. 133

Coupe parasagittale de la tête de *Blanus cinereus*. Trichrome en un temps, grossissement 24 diamètres, écran vert. Remarquer l'absence de glandes linguales et le grand développement de la glande sublinguale.

cellule, les grains basaux étant plus acides que les grains apicaux. Dans la partie postérieure du champ glandulaire, les cryptes qui débordent sur les versants latéraux de la langue contiennent une mucine nettement moins acide que celle des cryptes dorsales; en outre, elles sont moins profondes et les cellules qui les constituent sont plus larges. La morphologie générale des glandes linguales des Pygopodidae est comparable à celle qui vient d'être décrite pour les Gekkonidae, mais le produit de sécrétion contient une quantité appré-

Source : MNHN, Paris

ciable de protides; il s'agit donc de cellules muco-séreuses. La mucine est peu acide chez *Delma fraseri*, la teinte jaune dominant sur coupes colorées par la méthode de Ravetto; chez *Lialis burtonis*, au contraire, le produit de sécrétion prend, depuis le fond des cryptes dorsales jusqu'à la surface, une teinte verte signalétique d'une plus forte acidité. Les cryptes latérales du champ glandulaire des Pygopodidae sont tapissées de cellules muqueuses, l'acidité de la mucine diminuant d'avant en arrière. Chez *Xantusia vigilis*, des cryptes glandulaires n'existent que dans la partie toute postérieure de la langue, au fond des plis interpapillaires. Elles sont composées de mucocytes en tous points comparables à ceux de la cavité buccale, le produit de sécrétion étant une mucine très acide et les réactions des protides donnant des résultats négatifs.

Les glandes linguales des Iguania sont caractérisées par une importante participation de protides à la constitution du produit de sécrétion, la part des mucosubstances étant réduite en conséquence. Parmi les Iguanidae, un premier type histologique est représenté par *Phrynosoma m'calli* et *Uta graciosa* (fig. 134 à 136). Dans les deux cas, la partie rostrale du champ glandulaire est composée de cryptes ne contenant que des

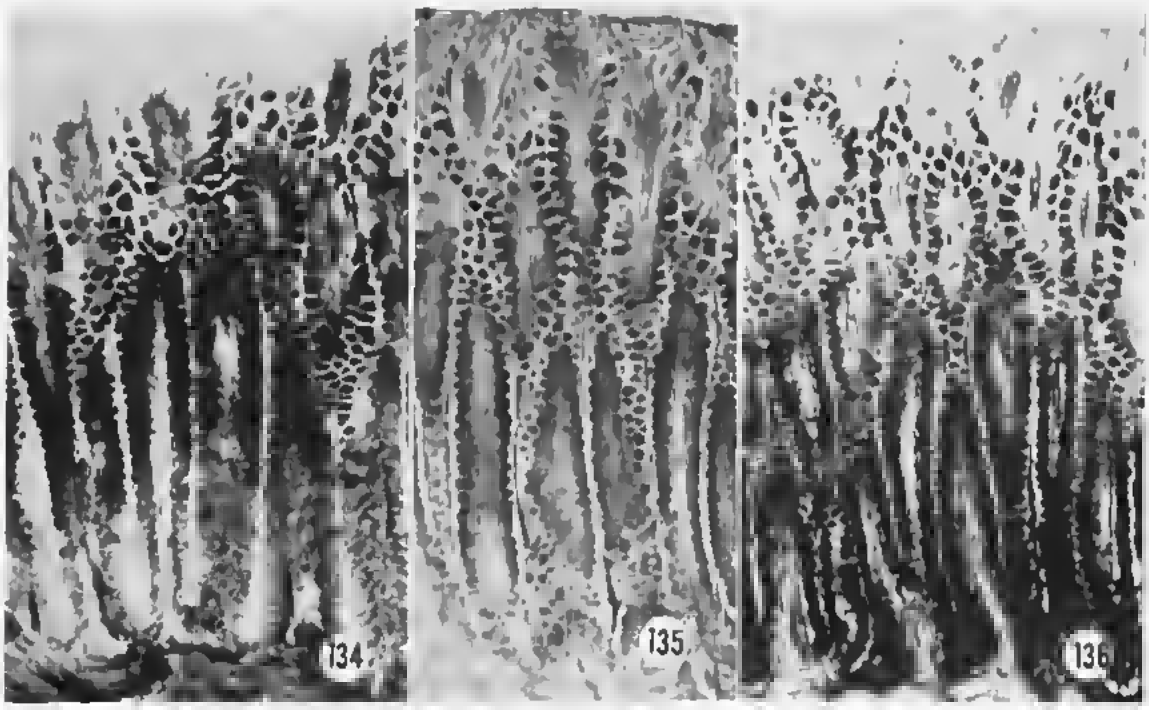


Fig. 134

Détail des glandes linguales de *Phrynosoma m'calli*. Trichrome en un temps, grossissement 150 diamètres, écran vert. Remarquer le gradient d'érythrophilie depuis le fond jusqu'à la surface des plis glandulaires; la pointe des papilles linguales est recouverte d'épithélium épidermoïde.

Fig. 135

Coupe voisine de la précédente; tétrazoréaction de Danielli, même grossissement que fig. 134, écran vert. Remarquer le même gradient.

Fig. 136

Coupe voisine de la précédente. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin, même grossissement que fig. 134 et 135, écran vert. Remarquer le gradient de réactivité inverse des précédents.

cellules séreuses; des éléments séro-muqueux, dont le produit de sécrétion, riche en protides, contient des composés APS-positifs mais pas de mucines acides, apparaissent progressivement, en allant vers l'arrière, dans le fond des unités sécrétrices; dans la partie postérieure, les cellules séreuses ont complètement disparu et des cellules muco-séreuses se substituent, progressivement, du fond des cryptes vers la surface, aux éléments séro-muqueux. Ces cellules muco-séreuses contiennent une quantité de protides nettement moindre que les autres catégories; la mucine qui entre dans la composition de leur produit de sécrétion est peu acide,

Source : MNHN, Paris

sa teinte sur coupes colorées par la méthode de Ravetto étant franchement jaune. Signalons que la morphologie générale des différents types qui viennent d'être mentionnés ne présente aucune particularité notable par rapport au schéma déjà décrit à plusieurs reprises. Par ailleurs, la transition entre types cellulaires est graduelle, des aspects intermédiaires étant très faciles à trouver sur toutes les coupes. Dans les deux espèces d'*Anolis* examinées ici, la partie épidermoïde de la muqueuse linguale est relativement étendue; la partie antérieure du champ glandulaire lingual est composée de cryptes exclusivement séreuses; de là, on passe brusquement à des cryptes séro-muqueuses, le produit de sécrétion étant à la fois riche en protides et fortement APS-positif. Des mucocytes, contenant une mucine peu acide, n'apparaissent qu'à l'extrémité toute postérieure du champ glandulaire qui s'étend, chez *Anolis*, jusque sur la muqueuse pharyngienne recouvrant la trachée. Chez *Iguana iguana*, des éléments séreux au sens strict du terme font défaut; la partie antérieure du champ glandulaire comporte des cellules séro-muqueuses; en allant vers l'arrière, celles-ci sont très rapidement remplacées, sauf à proximité des orifices des cryptes, par des cellules muco-séreuses contenant une mucine très peu acide. Les Agamidae étudiés ici sont caractérisés par le grand développement du champ glandulaire lingual et la forte prédominance de cellules de type séreux; en effet, seule l'extrémité postérieure située dans le plan transversal correspondant au larynx comporte des cryptes muqueuses élaborant une mucine peu acide, fortement APS-positive et jaune après coloration suivant Ravetto. Les cellules de transition sont rares.

Les particularités anatomiques de la langue des Chamaeleonidae, au sujet desquelles nous n'avons pas à nous étendre ici, conditionnent la disposition des glandes linguales. Celles-ci recouvrent toute la partie antérieure de l'organe en état de protraction. Elles sont constituées de cryptes profondes et surtout très larges, pourvues de collets épidermoïdes. L'unité de la constitution cellulaire du champ glandulaire mérite d'être soulignée, les cellules étant séro-muqueuses dans la totalité des cryptes.

Dans l'ensemble, les glandes linguales des Lacertoidea et des Scincoidea sont peu développées (fig. 109 et 132). Chez *Cordylus cordylus*, les plis profonds que délimitent les papilles linguales des trois quarts postérieurs de l'organe contiennent, au fond, de petits groupes de cellules pourvues des caractères morphologiques du mucocyte classique, le produit de sécrétion étant une mucine plus ou moins acide; la recherche des protides donne des résultats entièrement négatifs. Chez *Gerrhosaurus flavigularis*, les caractères du produit de sécrétion sont les mêmes, l'étendue des cryptes étant moindre. Seule la partie toute postérieure de la langue contient, chez *Lacerta muralis*, des groupes de moins de 10 cellules, siégeant au fond des plis interpapillaires, le produit de sécrétion étant une mucine très acide; même ces groupes de mucocytes ont disparu chez *Cnemidophorus tigris*. De même, seuls quelques mucocytes situés dans les plis peu profonds de la partie postérieure de la langue évoquent les glandes linguales chez tous les Scincoidea étudiés ici.

Les glandes linguales des Anguioidea sont, au contraire, bien développées (fig. 130 et 131), il s'agit, chez toutes les espèces, de cryptes larges et profondes qui commencent de façon abrupte à l'union du tiers antérieur et des deux tiers postérieurs de la langue; elles s'étendent, vers l'arrière, jusqu'à proximité du larynx où elles diminuent nettement de profondeur, pour céder ensuite la place à un épithélium très riche en mucocytes. Les cellules glandulaires sont prismatiques, assez hautes et de type muco-séreux; l'acidité de la composante glucidique décroît régulièrement du fond des cryptes vers la surface; la composante protidique est généralement assez peu abondante, mais toutes les réactions mises en œuvre donnent des résultats positifs. Les variations suivant les espèces ne concernent que le degré d'acidité de la mucine; c'est chez *Heloderma horridum* que celle-ci est la plus acide, le bleu et le vert dominant largement dans les coupes colorées par la méthode de Ravetto; à l'autre extrême de la série se situe *Gerrhonotus multicarinatus* dont les glandes linguales contiennent une mucine prenant faiblement le jaune de la méthode de Ravetto dans le fond des cryptes, alors que le produit de sécrétion des cellules plus superficielles est pratiquement dépourvu d'affinité pour les deux phtalocyanines de cette méthode.

Discussion.

Il résulte de la description donnée ci-dessus que certains des caractères morphologiques généraux des glandes linguales sont très primitifs; en effet, le champ glandulaire qu'elles représentent est constitué de cryptes qui ne dépassent pas, en profondeur, la membrane limitant la partie épithéliale de la muqueuse linguale; ces cryptes ne pénètrent pas dans le chorion et doivent, de ce fait, être considérées comme intra-épithéliales, leur étendue en profondeur étant due à des plissements épithéliaux. Le caractère polystomatique

Source : MNHN, Paris

va de soi, la tendance à la ramification étant nulle ou très faible, l'uniformité des cryptes assez grande. La variation anatomique au sein du groupe porte avant tout sur la surface relative de la muqueuse linguale occupée par le champ glandulaire; un autre élément de variation est l'importance relative, dans le revêtement des plis, des épithéliums glandulaire et épidermoïde, le premier étant de loin le plus important chez tous les Sauriens, à l'exception des Lacertoidea et des Scincoidea. A l'échelle cellulaire, une variabilité insoupçonnable d'après les seules données de l'anatomie microscopique est mise en évidence par les techniques histochimiques; en effet, des cellules séreuses, séro-muqueuses, muco-séreuses et muqueuses peuvent participer à la constitution de l'épithélium glandulaire des cryptes.

La particularité cytophysiologique essentielle des cryptes linguales est l'abondance des formes de transition entre types cellulaires. A côté d'éléments faciles à classer suivant le schéma défini dans l'introduction de ce travail, on rencontre des cellules dont le produit de sécrétion participe des caractères des deux types, les formes de transition pouvant être régulièrement alignées suivant l'axe longitudinal de la crypte. C'est ainsi que l'exploration d'une crypte donnée de *Uta graciosa* ou de *Phrynosoma m'calli* montre une série continue de formes de passage entre les cellules muco-séreuses du fond, les cellules séro-muqueuses de la partie moyenne et les cellules séreuses de la partie apicale. A côté des modifications histochimiques des produits de sécrétion, cette transition vers le type séreux va de pair avec des modifications morphologiques des noyaux, l'allure générale des cellules n'étant que peu modifiée.

Dans l'ensemble et mise à part la zone limitrophe par rapport à l'épithélium lingual épidermoïde, l'étendue en profondeur de la zone sécrétrice dans les cryptes est proportionnelle à l'extension en surface du champ glandulaire; c'est chez les espèces où le champ est particulièrement étendu que l'on rencontre les cryptes les plus riches en éléments glandulaires. Signalons que la zone de transition qui vient d'être évoquée fait pratiquement défaut chez les Anguioidea, l'épithélium épidermoïde étant brusquement remplacé par des cryptes glandulaires bien développées.

En ce qui concerne l'étendue des glandes linguales en rapport avec la position systématique des animaux envisagés ici, il y a lieu de signaler leur grand développement chez des formes considérées comme étant primitives, tels les Anguioidea, les Gekkonidae et les Pygopodidae; leur grand développement chez *Sphenodon punctatus* est à signaler dans le même ordre d'idée. Mais cette règle n'a rien d'absolu, puisque des glandes linguales très développées sont également caractéristiques des Iguania; seul l'ensemble des Lacertoidea et Scincoidea présente une tendance générale à une forte réduction des glandes linguales, celle-ci pouvant aller jusqu'à leur disparition. L'absence de glandes linguales chez les Varanidae et les Ophidiens peut recevoir une explication mécanique simple, mais cette interprétation ne saurait s'appliquer ni aux Amphisbéniens, ni aux Lacertoidea, Scincoidea et Xantusidae.

La prise en considération des caractères histochimiques du produit de sécrétion conduit à séparer nettement les glandes linguales des Iguania de celles de tous les autres Sauriens; en effet, les protides sont très bien représentés dans les cellules séro-muqueuses, voire séreuses, qui constituent l'essentiel des cryptes glandulaires linguales de ces espèces, alors que des mucines plus ou moins acides dominent dans tous les autres cas, y compris ceux où le champ glandulaire est très réduit.

Dans l'ensemble, l'étude en fonction des caractères morphologiques généraux et des particularités histochimiques du produit de sécrétion fait apparaître, pour les glandes linguales, une plus grande uniformité à l'échelle de la famille, voire de la superfamille, que pour les autres glandes salivaires.

D. *Mucocytes de la cavité buccale.*

Comme le fait remarquer Fahrenholz (1937) dont le texte n'a rien perdu de son actualité, l'épithélium buccal des Reptiles se rapproche de celui des Amphibiens et des Ichthyopsidés par la présence de glandes muqueuses unicellulaires, encastrées dans un épithélium cilié, mais ce type de revêtement coexiste avec l'épithélium pavimenteux stratifié, seul présent chez les Oiseaux et les Mammifères. La transformation en question qui va de pair avec la différenciation de glandes salivaires anatomiquement individualisées, conditionne un changement dans la physiologie alimentaire, une division mécanique plus poussée des aliments dans la cavité buccale étant rendue possible dans le cas des Mammifères, l'ingestion d'aliments très durs

Source : MNHN, Paris

dans celui des Oiseaux. Les techniques histologiques modernes ne semblent, certes, pas avoir été appliquées à l'étude des mucocytes de la cavité buccale des Lépidosauriens, mais l'uniformité de ces éléments est très grande et leurs particularités histochimiques correspondent à ce que fait prévoir la seule étude morphologique.

Des glandes muqueuses unicellulaires, alternant régulièrement avec des cellules ciliées, tapissent les alentours de l'orifice du larynx de toutes les espèces examinées; l'abondance de ces cellules muqueuses par rapport aux éléments ciliés diminue, en allant vers la cavité buccale proprement dite, dans une bande de transition assez étroite. Puis l'épithélium cilié fait place à de l'épithélium pavimenteux stratifié, généralement peu kératinisé, des mucocytes, isolés ou groupés en îlots, persistant en abondance variable suivant les espèces. Des cellules ciliées accompagnent les mucocytes groupés, surtout lorsqu'ils siègent dans des plis épithéliaux. L'abondance de ces formations diminue toujours d'avant en arrière; le plancher buccal est le plus souvent mieux pourvu que le plafond; d'autre part, l'étendue de l'épithélium pavimenteux est plus grande chez les Sauriens et Amphisbéniens que chez les Ophidiens.

La cavité buccale proprement dite est dépourvue de mucocytes chez les Amphisbéniens; ces cellules sont pauvrement représentées chez les Xantusidae, les Laeertoidea et les Anguimorpha, seule la partie postérieure de l'épithélium buccal en étant garnie. Cette prédominance dans les zones aborales se retrouve chez les autres Sauriens examinés ici, mais le nombre des mucocytes est plus grand dans la partie postérieure de la cavité buccale et ces éléments existent également dans sa partie antérieure, notamment dans les plis latéro-linguaux et à l'emplacement des glandes palatines lorsque celles-ci font défaut. Chez *Varanus salvator*, l'absence de mucocytes isolés est compensée par le développement de petites cryptes muqueuses sur les versants internes des deux maxillaires.

La taille des mucocytes est variable selon les régions, mais leurs caractères morphologiques généraux sont d'une grande uniformité; il s'agit toujours de cellules ovoïdes lorsqu'elles sont associées à des cellules ciliées, prismatiques dans les autres cas. Les noyaux occupent l'emplacement basal habituel, leur forme étant celle de galettes, à chromatine très dense et à nucléoles difficiles à mettre en évidence. La majeure partie des corps cellulaires est occupée par des boules ou des flaques d'une mucine toujours APS-positive, mais dont le degré d'acidité varie suivant les cas. Il va de soi que la recherche des protides donne des résultats entièrement négatifs dans le produit de sécrétion. En règle générale, la mucine de ces cellules est plus acide que celle des autres glandes de la cavité buccale; il n'en est pas moins vrai que les mucines peu acides, colorées en jaune par la méthode de Ravetto, prédominent très largement dans les mucocytes buccaux de tous les Anguimorpha que nous avons pu examiner.

Parmi les Ophidiens, c'est *Leptotyphlops dulcis* qui présente le développement le moindre des mucocytes de la cavité buccale. Cette dernière est tapissée d'un épithélium pavimenteux stratifié, la tendance à la kératinisation étant assez grande dans certaines régions. Des mucocytes existent dans toute l'étendue de cet épithélium, mais ils sont rares et isolés, sauf au fond des plis les plus profonds de la muqueuse où se différencient de petites cryptes. Le produit de sécrétion est une mucine franchement acide.

Les Typhlopidae sont, au contraire, caractérisés par un développement considérable des mucocytes de la cavité buccale. Les éléments isolés sont très nombreux et leur groupement aboutit, en certains lieux d'élection, à la formation de véritables cryptes autonomes, très étendues mais jamais ramifiées. C'est ainsi que l'épithélium du plafond buccal présente, parallèlement à l'arcade dentaire, deux bourrelets importants entièrement occupés par des cryptes muqueuses de grande taille. Deux bourrelets pairs et symétriques, plus larges mais moins saillants, occupent une position médiale par rapport aux précédents; ils sont également formés de cryptes muqueuses. Un vaste champ de cryptes muqueuses, reliées entre elles par des zones peu étendues d'épithélium pavimenteux, recouvre la partie postérieure du plancher buccal; dans sa partie antérieure, les plis latéro-linguaux sont occupés par des cryptes muqueuses de grande taille, la transition vers l'épithélium pavimenteux étant faite par des mucocytes isolés, encastrés dans un revêtement non plissé. Le produit de sécrétion de tous les éléments qui viennent d'être mentionnés est une mucine franchement acide, et leurs caractères morphologiques sont ceux du mucocyte classique.

Source : MNHN, Paris

Le revêtement de la cavité buccale est d'une grande uniformité chez les autres Ophidiens examinés ici (fig. 124, 127, 128 et 118). Des mucocytes isolés existent partout; leur groupement au fond des plis latéro-linguaux et de ceux qui longent les arcades dentaires aboutit à la formation de structure dont l'allure générale rappelle celle des cryptes, mais qui ne sont jamais aussi profondes et aussi individualisées que chez les Typlopidae; des cellules ciliées existent entre les mucocytes groupés. Ces aspects sont particulièrement nets autour de l'orifice trachéen. La morphologie des mucocytes ne présente rien de particulier; en ce qui concerne les caractères histochimiques de la mucine, toujours APS-positive, il y a lieu de noter une grande variabilité de l'acidité de cellule à cellule, les teintes obtenues par la méthode de Ravetto allant du jaune pâle au bleu franc. Les mucines peu acides dominent toutefois chez la majorité des espèces.

Source : MNHN, Paris

III. GLANDES SALIVAIRES DE SPHENODON PUNCTATUS

On sait, depuis le mémoire *princeps* de GUENTHER (1868) que le seul Rhynchocéphale actuel est dépouvu de glandes salivaires anatomiquement individualisées, cette notion étant confirmée par l'ensemble des travaux classiques (OSAWA, 1897; HARRISON, 1900; MACKENZIE et OWEN, 1923). C'est sur les mémoires qui viennent d'être cités que reposent les discussions consacrées aux glandes salivaires de *Sphenodon punctatus* dans les travaux d'ensemble de WOERDEMANN (1921), FAHRENHOLZ (1937), WETTSTEIN (1934-1937). Les résultats acquis au moyen de quelques techniques cytologiques et histochimiques récentes ont été rapportés dans un travail précédent (GABE et SAINT GIRONS, 1964). La description donnée ci-dessous reprend l'essentiel de ce travail et apporte quelques compléments, obtenus depuis sa rédaction.

Du point de vue anatomique, les anciens auteurs soulignent la présence, dans les territoires correspondant aux glandes salivaires des Squamata, de petits tubes glandulaires, simples ou peu ramifiés, dont les pores apparaissent lors de l'examen à plat de la muqueuse buccale. WOERDEMANN (1921) estime pouvoir distinguer, dans les tubes correspondant aux territoires labiaux, une série dentale et une série labiale au sens strict du terme, cette interprétation étant admise par FAHRENHOLZ (1937). En outre, le territoire sublingual, la voûte palatine sont le siège d'une accumulation importante de petites glandes intra-épithéliales. Il y a lieu d'ajouter à cette liste de nombreux mucocytes isolés, encastrés dans l'épiyhélium buccal, ainsi que les glandes linguales, dont le développement important est bien connu (OSAWA, 1897; SEWERTZOFF, 1929).

L'examen de deux individus adultes de *Sphenodon punctatus* nous a permis (GABE et SAINT GIRONS, 1964) de confirmer l'ensemble de ces données anatomiques. Les territoires mentionnés ci-dessus représentent des « champs glandulaires » où les pores sont très nombreux, cet étalement en surface étant contre-balancé par un très faible développement en profondeur, pour ainsi dire tous les tubes glandulaires, qu'ils soient simples ou ramifiés, restant intra-épithéliaux.

L'examen histologique fait apparaître des différences nettes entre les cellules qui constituent les tubes glandulaires intra-épithéliaux correspondant aux glandes salivaires des autres Lépidosauriens d'une part, les mucocytes isolés de la cavité buccale d'autre part, les glandes linguales enfin. Ces trois types de formations sont donc à passer en revue successivement.

A. *Tubes glandulaires intra-épithéliaux.*

L'examen des coupes orientées parallèlement au grand axe du tube glandulaire montre que l'orifice d'abouchement à la cavité buccale est entouré de quelques cellules cubiques, à noyaux basaux, pourvues d'un produit de sécrétion faiblement cyanophile après coloration par les trichromes usuels. Ce produit de sécrétion donne fortement la réaction à l'APS, prend le bleu alcian de la méthode de Mowry; la coloration de Ravetto lui confère une teinte verte, celle au bleu de toluidine une métachromasie de type *gamma*, résistant à la

Source : MNHN, Paris

déshydratation par l'alcool absolu. Jointe à l'absence, dans ce produit, de protides histochimiquement décelables, la présence d'une mucine franchement acide autorise donc le classement des cellules en question parmi les mucocytes.

Les cellules du tube glandulaire lui-même sont douées des mêmes caractères morphologiques et histochimiques, à ceci près que leur hauteur est légèrement supérieure à celle des éléments qui bordent l'orifice d'abouchement. Cette hauteur augmente régulièrement jusqu'au fond des tubes, où les éléments glandulaires sont franchement prismatiques, à noyaux en galette, plaqués contre la base, la majeure partie du corps cellulaire étant occupée par des boules ou des flaques d'un produit de sécrétion muqueux, dont tous les caractères histochimiques correspondent à ceux qui viennent d'être énoncés à propos des cellules du collet.

Le caractère intra-épithélial de ces tubes glandulaires muqueux explique l'absence de tout chorion; seule une membrane basale, douée de tous les caractères histochimiques habituels, sépare la glande des cellules banales du revêtement buccal.

L'absence, entre les cellules glandulaires, de cellules épithéliales banales, différencie ces tubes intra-épithéliaux des cryptes au sens de Fahrenholz (1937).

B. *Mucocytes de la cavité buccale.*

Seule la partie toute antérieure de la langue est dépourvue de mucocytes isolés, encastrés entre les cellules banales de l'épithélium buccal, mais l'abondance de ces éléments varie suivant les régions, l'exploration des préparations faisant apparaître un gradient antéro-postérieur des plus nets; c'est dans la zone de transition vers l'épithélium pharyngien, notamment dans le pli transversal qui marque la limite postérieure de la la langue, que l'abondance de ces éléments est la plus grande. L'épithélium pharyngien lui-même en est très richement pourvu.

Les caractères cytologiques et histochimiques de ces mucocytes sont d'une grande uniformité. Prismatiques ou légèrement ovoïdes, ils mesurent de 15 à 20 μ de grand diamètre; les noyaux, denses et en galette, sont étroitement appliqués contre le pôle basal des cellules; la recherche des ribonucléines donne des résultats entièrement négatifs dans le cytoplasme, seuls des nucléoles sphériques et très petits étant colorés par la pyronine de la méthode de Pappenheim-Unna. La majeure partie du corps cellulaire est occupée par une volumineuse flaque d'un produit de sécrétion dépourvu de protides histochimiquement décelables, nettement APS-positif et colorable par les phtalocyanines du groupe du bleu alcian. La coloration au bleu de toluidine aboutit à une métachromasie de type *gamma*, celle par la méthode de Ravetto montre que l'acidité de la mucine est, dans l'ensemble, supérieure à celle du produit élaboré par les mucocytes des tubes glandulaires intra-épithéliaux. En effet, une couleur bleue franche domine très largement, les éléments dont le produit de sécrétion est coloré en vert étant rares.

C. *Glandes linguales.*

Le grand développement des glandes linguales de *Sphenodon punctatus* est bien connu depuis Osawa (1897). Ces formations occupent les flancs de toutes les papilles linguales, si bien que la majeure partie de la face dorsale de la langue en est couverte, puisque seule la partie toute antérieure de l'organe est revêtue d'un épithélium épidermoïde lisse.

L'étendue des glandes linguales correspond à celle des papilles; c'est dire qu'elle atteint son maximum dans la région médio-dorsale de l'organe, pour diminuer très légèrement vers la pointe, plus nettement vers les bords latéraux et postérieur. Le tissu glandulaire occupe entièrement le fond et les flancs de la dépression délimitée par les papilles adjacentes, seule l'extrémité dorsale de celles-ci étant recouverte d'épithélium cubique stratifié.

La hauteur des cellules glandulaires atteint ou dépasse 30 μ dans le fond des plus épithéliaux; elle diminue progressivement vers la surface dorsale, si bien que les dernières cellules glandulaires, faisant la transition avec l'épithélium cubique mentionné ci-dessus ne mesurent que 12 à 15 μ de haut. Les noyaux,

Source : MNHN, Paris

régulièrement arrondis sur coupes, occupent le tiers basal des cellules; la chromatine y est disposée en mottes assez clairsemées, des nucléoles sphériques et homogènes pouvant être identifiés même sur préparations colorées par les méthodes topographiques. Les zones basales du cytoplasme prennent les colorants basiques, cette affinité tinctoriale disparaissant après action de la ribonucléase; dans la plupart des cellules, l'ergastoplasme ainsi mis en évidence est très peu étendu. Toute la partie supra-nucléaire des cellules est occupée par un produit de sécrétion qui affecte, après fixation par le liquide de Halmi, la forme de granulations sphériques, nettement individualisées, égales entre elles et dépourvues de toute tendance à la coalescence.

Certaines des techniques histochimiques mises en œuvre ne font apparaître, dans ce produit, aucune différence suivant l'emplacement des cellules au sein des plis glandulaires ou suivant la position de ceux-ci à la surface de la langue. C'est ainsi que les techniques de détection des protides utilisées ici démontrent l'abondance de ces composés dans l'ensemble des grains de sécrétion, la recherche des fonctions thiol et disulfure donnant, toutefois, des résultats négatifs. La tétrazoréaction est nettement positive, de même que celle à l'alloxane-Schiff. Par ailleurs, tous les grains de sécrétion donnent fortement la réaction à l'APS, prennent le bleu alcian de la méthode de Mowry et montrent, après coloration par le bleu de toluidine, une métachromasie de type *béta*.

C'est l'estimation du degré d'acidité de la mucine élaborée dans ces cellules muco-séreuses qui fait apparaître une zonation très nette du champ glandulaire qui recouvre la face dorsale de la langue de *Sphenodon*. En effet, l'examen des coupes colorées par la méthode de Ravetto montre, dans la zone postérieure, proche de la base, où les papilles sont moins hautes et plus larges que dans le reste du champ glandulaire, la présence d'une mucine peu acide; l'ensemble du produit de sécrétion est coloré en jaune, cette teinte étant uniforme depuis le fond jusqu'à la surface des plis. Dans la zone correspondant à la partie moyenne du dos de la langue, l'acidité de la mucine qui entre dans la composition du produit de sécrétion varie en fonction de l'emplacement des cellules glandulaires; bleue ou verte dans le fond des plis, la teinte vire au jaune au fur et à mesure que l'on avance vers l'extrémité libre des papilles. Dans la zone orale, enfin, la mucine contenue dans toutes les cellules glandulaires est franchement acide, la teinte obtenue après coloration par la méthode de Ravetto étant un bleu-vert très net.

Il résulte des faits rapportés dans ce paragraphe que le développement important des glandes linguales de *Sphenodon punctatus* contraste avec le faible épanouissement des glandes salivaires correspondant aux autres territoires; en outre, la diversification histologique y est plus poussée, la zonation qui vient d'être décrite s'opposant à l'uniformité de la constitution cellulaire de tous les autres tubes glandulaires.

Source : MNHN, Paris

DISCUSSION GÉNÉRALE

Les nombreux problèmes que posent les résultats exposés ci-dessus concernent d'une part la cytophysiologie de l'adénocyte, envisagée dans le cas particulier des glandes salivaires, d'autre part l'évolution phylétique de ces glandes à l'échelle de l'organe et à l'échelle de l'animal, enfin les rapports entre la structure des glandes de la cavité buccale et la biologie des différentes espèces. Par ailleurs, les glandes salivaires des Lépidosauriens doivent être comparées à celles des autres Vertébrés.

Problèmes cytologiques et histochimiques.

Le classement en catégories des cellules représentées dans les glandes salivaires des Lépidosauriens pose les problèmes difficiles qui ont été évoqués dans le chapitre consacré au matériel et aux techniques. La classification proposée ici repose sur certains caractères histochimiques du produit de sécrétion; comme toute classification, elle comporte une part de schématisation et d'arbitraire.

Contrairement aux auteurs classiques, nous n'avons pas pris en considération les caractères physiques du produit de sécrétion une fois rejeté hors de la glande, ces derniers étant à peu près impossibles à apprécier dans un grand nombre de cas. La classification utilisée ici tient compte essentiellement du caractère neutre ou acide des constituantes glucidiques des grains de sécrétion, ainsi que de leur teneur en protides décelables par les réactions histochimiques courantes. L'état actuel des techniques histochimiques explique que l'application de ces critères permette, dans la très grande majorité des cas, un classement univoque des éléments glandulaires; le dépouillement méthodique de notre matériel ne montre, en effet, qu'un très petit nombre de cas laissant place à l'hésitation et il paraît très probable que même ces derniers disparaîtraient lors d'une étude dynamique, prenant en considération l'ensemble du cycle sécrétoire.

L'expérience prouve que la classification proposée ici correspond, dans la très grande majorité des objets étudiés au cours de ce travail, à celle qui pourrait être tirée de la prise en considération des caractères morphologiques généraux.

C'est ainsi que les caractères morphologiques généraux des muocytes sont suffisamment nets pour que l'identification de ces éléments puisse être faite, avec une marge d'erreur assez réduite, sur préparations colorées par les méthodes topographiques. Malgré l'emploi abusif du terme « cellules calciformes » par un grand nombre de nos prédécesseurs, ces cellules ne possèdent ni tige effilée, ni noyau situé à mi-hauteur du corps cellulaire, ni calice apical. La forme prismatique dans un nombre appréciable de cas, ovoïde dans d'autres, l'emplacement basal du noyau, aplati en galette et l'existence d'une accumulation de produit de sécrétion dans toute la partie supra-nucléaire du corps cellulaire, d'où une opposition nette entre cette région et les zones marginales du cytoplasme, justifieraient plus l'appellation de cellules cupuliforme que le terme incriminé ci-dessus. Signalons que les muocytes des glandes salivaires des Lépidosauriens ne présentent aucune particularité cytologique ou histochimique saillante par rapport aux mêmes éléments connus chez les autres Vertébrés. Il va de soi que le véritable critère d'identification des muocytes est la présence de mucosubstances acides dans le produit de sécrétion, la recherche des protides y donnant des résultats négatifs.

Les cellules muco-séreuses, définies du point de vue histochimique par la coexistence, dans le produit de sécrétion, de mucosubstances acides *et* de protides, présentent une diversité morphologique supérieure à celle des autres catégories cellulaires envisagées ici. Un premier type, représenté par les cellules muco-

Source : MNHN, Paris

séreuses des glandes labiales des Ophidiens, est caractérisé par un profil général assez proche de celui du mucocyte prismatique; mais les noyaux, quoique basaux, petits et à contours assez fripés, riches en chromatine, ne sont jamais aplatis en galette. Le produit de sécrétion est très riche en mucines toujours acides, mais d'acidité variable; les protides y sont toujours présents, mais peu abondants, cette présence allant de pair, dans tous les cas où nous avons pu nous en assurer, avec celle d'une petite quantité de ribonucléines au pôle basal des cellules, alors que ces composés font défaut, à l'échelle du microscope photonique, dans le cytoplasme des mucocytes. Un deuxième type de cellules muco-séreuses est représenté par des éléments prismatiques ou cubiques, à noyaux proches du pôle basal, ovoïdes ou sphériques, assez clairs, entourés d'une zone cytoplasmique basophile signalétique de la présence de ribonucléines. L'accumulation de produit de sécrétion est moindre que dans le cas précédent et les grains de sécrétion sont plus ou moins nettement individualisés; ils contiennent toujours des quantités appréciables de mucines acides et de protides. Des cellules de ce type forment l'épithélium sécréteur des glandes sublinguales antérieures des Ophidiens et sont bien représentées dans d'autres glandes de la cavité buccale des Lépidosauriens. Un troisième type, présent uniquement dans les glandes labiales des *Anolis* et de *Cylindrophis rufus*, ne diffère du second que par l'abondance des protides dans le produit de sécrétion et le fait que, si les mucosubstances y sont bien représentées, la part des mucines acides est très faible. Ce troisième type fait, en quelque sorte, la transition avec la catégorie cellulaire suivante.

Les cellules séro-muqueuses sont, en effet, définies par la richesse en protides du produit de sécrétion, les mucines acides y faisant défaut; l'abondance des composés glucidiques non acides et APS-positifs est grande, comme pour les cellules muco-séreuses du troisième type. Les caractères morphologiques généraux sont, point par point, ceux de la cellule glandulaire séreuse des auteurs classiques; signalons, en particulier, la présence d'un ergastoplasme bien développé, de noyaux sphériques et clairs, non appliqués contre le pôle basal et la disposition du produit de sécrétion, dans la partie apicale des cellules, en grains le plus souvent ronds et toujours bien individualisés. A côté de cellules de ce type, présentant une accumulation intracellulaire nette du produit de sécrétion et répandues dans la plupart des glandes labiales spécialisées ainsi que dans certains segments des glandes sublinguales, cette catégorie comporte les éléments caractéristiques de la glande à venin des Ophidiens protéroglyphes et solénoglyphes, doués des mêmes particularités cytologiques et histochimiques que les précédents, mais où le stade d'accumulation intracellulaire du produit de sécrétion est réduit à sa plus simple expression, cette accumulation se faisant dans la lumière des unités sécrétrices et dans le système canaliculaire.

Les cellules séreuses de notre classification, pauvrement représentées dans le matériel étudié ici, ne diffèrent des précédentes que par l'absence, dans le produit de sécrétion, de tout glucide, acide ou non, décelables par les méthodes histochimiques; riche en protides, ce produit de sécrétion est donc APS-négatif. C'est dans les glandes linguales des Iguania, dans les glandes sublinguales de *Brookesia spectrum* et de *Varanus salvator* que l'on rencontre les exemples les plus nets de cette catégorie cellulaire. Notre matériel n'apporte aucun exemple de type cellulaire intermédiaire entre les cellules séreuses et les cellules séro-muqueuses, c'est-à-dire à produit de sécrétion riche en protides, faiblement APS-positif et entièrement dépourvu de mucines acides. Nous avons trouvé, au contraire, des types cellulaires pouvant représenter l'amorce d'une transition entre les cellules séreuses et muco-séreuses; en effet, les cellules en question sont séreuses par la morphologie générale et la richesse en protides du produit de sécrétion, mais ce dernier est faiblement APS-positif, cette réactivité étant due à la présence d'une petite quantité de mucine peu acide. Les glandes labiales et palatines de *Brookesia spectrum*, les glandes sublinguales profondes de *Varanus salvator* en offrent des exemples.

Reposant sur les caractères histochimiques de produits de sécrétion figurés, la netteté de la distinction de ces types est évidemment fonction des concentrations locales en protides et en glucides. L'expérience de notre matériel prouve que cette distinction est très aisée dans un grand nombre de cas. C'est ainsi que l'identification des cellules séreuses par le résultat négatif de la réaction à l'APS et de la recherche des mucines acides d'une part, l'abondance des protides histochimiquement décelables d'autre part, fournit, dans tous les cas, des préparations univoques. La même remarque est valable pour les cellules séro-muqueuses. Mais l'absence ou la présence de glucides dans un produit de sécrétion est évidemment beaucoup plus facile à apprécier que l'absence ou la présence, dans ce produit, de protides, composés dont aucune cellule n'est dépourvue. Il en résulte que la limite entre mucocytes et cellules muco-séreuses peut être difficile à tracer dans certains cas, notamment lorsque la teneur en protides du produit de sécrétion est faible. A la vérité, cette difficulté n'existe pas dans le cas des glandes mixtes, où la coexistence de cellules muco-séreuses et de

Source : MNHN, Paris

mucocytes authentiques fournit un terme de comparaison immédiat. Mais la distinction peut être malaisée lorsque la population cellulaire est homogène, notamment dans beaucoup de glandes salivaires de Sauriens. La difficulté réciproque, à savoir une faible teneur en mucosubstances, acides ou non, ne surgit que rarement, ce qui s'explique facilement du fait que ces composés ne sont pas, comme les protides, des constituants ubiquitaires du cytoplasme fondamental. En dépit de ces réserves, la classification utilisée ici s'est révélée univoque et cohérente dans le cas des glandes salivaires des Lépidosauriens; il n'existe, dans la mesure de nos informations, aucune raison pour en préconiser la limitation à ce matériel.

Les conditions techniques de ce travail rendent assez malaisées une discussion serrée sur le cycle sécrétoire des catégories cellulaires envisagées ici. En effet, les pièces ont été fixées, dans la plupart des cas, à l'occasion d'autres recherches; aucune précaution en vue d'obtenir des stades déterminés du cycle digestif n'a pu être prise et même l'autopsie à des moments bien définis de ce cycle ne garantit pas, dans l'état actuel des connaissances, un stade bien déterminé du cycle de certaines glandes salivaires. Signalons toutefois qu'aucune différence notable n'a été constaté dans le cas où plusieurs individus d'une même espèce, se trouvant probablement ou certainement à des stades différents du cycle digestif, ont pu être examinés. Le caractère statique de notre travail explique donc l'opportunité de recherches complémentaires, celles-ci devant porter avant tout sur les modifications des glandes salivaires corrélatives de l'ingestion des proies chez les Ophidiens.

Il va de soi que l'absence d'étude dynamique, à laquelle nous venons de faire allusion, implique une certaine réserve en ce qui concerne l'interprétation des particularités histochimiques exposées à propos des résultats. La mise en place des différents constituants d'un produit de sécrétion n'est pas nécessairement synchrone, d'où la possibilité théorique du changement de type d'une cellule glandulaire au cours de son cycle sécrétoire. Rappelons, à ce sujet, qu'un certain nombre de travaux anciens et récents (voir GABE, 1964 pour la bibliographie) illustrent cette éventualité. Parmi les objets étudiés ici, l'un des exemples les plus nets de ce phénomène est représenté par la glande séro-muqueuse de *Varanus salvator*. En effet, nous avons signalé la présence, dans les cellules de cet organe, de grains de sécrétion séreux et séro-muqueux, le passage de l'une à l'autre catégorie étant suggéré par leur coexistence dans certaines cellules. Les aspects observés incitent à admettre l'enrichissement progressif en un composé APS-positif et non acide, de grains séreux au départ. Par ailleurs, il existe d'assez nombreux exemples de déplacement, au profit des mucines acides, de l'équilibre entre ces composés et des protides, l'allure générale des cellules contenant ces produits étant celle du mucocyte classique.

D'authentiques cellules mixtes, caractérisées par la coexistence permanente de deux produits de sécrétion différents, existent surtout dans les unités sécrétrices nettement diversifiées; l'emplacement fixe de ces groupes cellulaires, intermédiaires entre deux catégories nettement tranchées de cellules glandulaires, est un argument en faveur de leur autonomie. Cette éventualité est assez bien représentée dans le cas des glandes sublinguales, mais l'exemple le plus schématique est celui des glandes linguales de *Phrynosoma m'calli* et de *Uta graciosa*: des tubes glandulaires relativement courts y sont caractérisés par la succession régulière, depuis le fond jusqu'à la surface, de cellules muco-séreuses, séro-muqueuses et séreuses, deux bandes d'éléments intermédiaires étant interposées entre les trois catégories.

Du point de vue de la méthodologie histochimique, l'examen de notre matériel ne pose pas de problèmes particuliers, les caractères des différents composés identifiés correspondant de près à ceux qui ont été bien établis sur d'autres objets. Il y a toutefois lieu de signaler le grand nombre de cas où la réaction au ferricyanure ferrique donne des résultats fortement positifs sur des produits muco-séreux, sans que le résultat de celle au DDD montre une accumulation importante de protides sulfhydrilés; ce résultat fortement positif est probablement dû à la présence de composés réducteurs autres que les thiols, composés dont nous n'avons pas tenté l'identification. Il existe, dans l'ensemble, un parallélisme net entre les résultats de la réaction à l'alloxane-Schiff et ceux de la tétrazoréaction de Danielli, les deux paraissant, dans nos conditions techniques, de sensibilité égale.

Du fait de la décalcification pratiquée dans un grand nombre de cas, notre matériel ne se prête pas à une étude comparée de la répartition, dans les glandes salivaires, des ribonucléines cytoplasmiques. Dans tous les cas où cette manœuvre n'a pas été pratiquée, la recherche des acides ribonucléiques a donné des résultats positifs dans le cytoplasme des cellules séreuses, séro-muqueuses et muco-séreuses, ce fait étant conforme aux notions classiques sur la synthèse intracellulaire de protides. Il en résulte que la détection histochimique des ribonucléines fournit un argument de plus en faveur du classement en catégories cellulaires adopté ici.

Source : MNHN, Paris

Dans l'ensemble, l'acidité des mucines décelées dans les glandes salivaires des Lépidosauriens est très variable; signalons toutefois que nous n'avons pas rencontré un seul exemple de mucosubstance acide dont les groupements glycol soient estérifiés de façon assez complète pour qu'il y ait abolition de la réactivité à l'APS; rappelons qu'il n'en est pas ainsi dans les glandes salivaires de certaines Mammifères. Les mucines peu acides, prenant le bleu alcian de la méthode de Mowry, mais encore APS-positives et colorées en jaune par la méthode de Ravetto, dominent largement dans les organes étudiés ici. Une acidification progressive des mucines peut être constatée dans la plupart des cas, aussi bien à l'échelle de la cellule glandulaire qu'à celle de l'unité sécrétrice. L'évolution inverse, à savoir l'existence, dans les régions proches de l'abouchement à la cavité buccale, de mucines moins acides que dans le fond, est rare; l'un des exemples les plus nets est représenté par certaines glandes linguales de *Sphenodon punctatus*. Il y a lieu de souligner l'absence de toute corrélation simple entre le degré d'acidité des mucines d'une part, leur caractère sulfaté ou non d'autre part. Comme nous l'avons signalé, notre matériel n'apporte aucun exemple de mucine à groupements glycol entièrement estérifiés et APS-négative; rappelons que toutes les mucines de ce type, connues à ce jour, sont sulfatées. Les mucines franchement acides, colorées en bleu par la méthode de Ravetto mais encore APS-positives, se sont révélées, dans notre matériel, sulfatées dans beaucoup de cas, non sulfatées dans d'autres; l'épreuve de la neuro-aminidase, qui nous aurait permis de distinguer les sialomucines de celles dont l'acidité est due à d'autres acides carboxylés, n'a pas pu être pratiquée pour des raisons d'ordre matériel. Même les mucines peu acides, colorées en jaune par la méthode de Ravetto et APS-positives, peuvent être sulfatées, cette constatation étant en accord avec les données de SPICER (1963) portant sur les mucines des Rongeurs. Il en résulte, sur le plan méthodologique, que la coloration de Ravetto, excellente pour apprécier le degré d'acidité d'une mucine, ne permet pas l'identification certaine des sulfomucines.

Évolution à l'échelle de la glande.

Les tendances évolutives que met à jour l'étude comparée des glandes salivaires des Lépidosauriens doivent être envisagées d'une part à l'échelle anatomique, d'autre part à l'échelle cytologique et histochimique, les processus n'étant pas nécessairement parallèles.

ÉVOLUTION ANATOMIQUE.

D'après la conception de FAHRENHOLZ (1937, p. 118 à 120), le développement phylétique des glandes salivaires des Vertébrés a comme point de départ l'état de la muqueuse buccale des Cyclostomes actuels, toutes les cellules étant capables d'élaborer des mucines et de les rejeter dans la lumière. La limitation de la fonction glandulaire à certaines cellules, encastrée parmi les cellules épithéliales banales représente le stade suivant de l'évolution; l'histologie des Vertébrés en offre de nombreux exemples, le groupement des glandes unicellulaires aboutissant à la formation de zones glandulaires intra-épithéliales. Celles-ci peuvent s'invaginer en profondeur et former des cryptes ou des champs de cryptes qui diffèrent des véritables glandes par la coexistence, dans le revêtement, de cellules glandulaires et épithéliales banales. Le passage de ces cryptes aux vraies glandes est caractérisé par la disparition, au moins dans le fond des invaginations, de l'épithélium de revêtement, seules des cellules glandulaires persistant ici. La juxtaposition de structures de ce type est désigné sous le nom de « champ glandulaire » faisant encore partie intégrante du revêtement de la cavité buccale. L'augmentation de volume a pour conséquence l'enfoncement en profondeur des glandes et l'acquisition d'une gaine conjonctive autonome, l'origine de ces glandes qui ne participent plus à la constitution de la paroi du tube digestif étant clairement indiqués par la pluralité des orifices excréteurs (glandes polystomatiques). Le dernier stade de l'évolution est représenté par la glande anatomiquement individualisée *et* pourvue d'un seul conduit excréteur (glande monostomatique), cette dernière étape pouvant être atteinte soit par hyperplasie d'un segment d'une glande polystomatique et atrophie concomitante des autres segments, soit par différenciation d'un conduit excréteur commun à partir de la zone du revêtement épithélial où se trouvent les orifices groupés d'une glande polystomatique.

Source : MNHN, Paris

Ce schéma phylétique est universellement admis et certains de ses stades sont particulièrement bien illustrés par l'exemple des Lépidosauriens. Chez ces derniers, on rencontre encore des glandes muqueuses unicellulaires encastrées dans l'épithélium banal, mais ni zones glandulaires intra-épithéliales, ni cryptes au sens de FAHRENHOLZ, comportant à la fois des cellules de revêtement et des cellules glandulaires; aussi est-ce uniquement avec son acception anatomique que nous avons utilisé, dans le chapitre consacré aux résultats, le terme « crypte ». Les stades ultérieurs de l'évolution, à savoir le champ glandulaire, la glande polystomatique et la glande monostomatique, sont bien représentés dans notre matériel. Il va de soi que les stades de l'évolution phylétique, rappelés ci-dessus, ne se reflètent pas nécessairement dans le développement embryonnaire des organes considérés; c'est ainsi que toutes les glandes monostomatiques dont l'ontogenèse a été étudiée chez les Lépidosauriens dérivent d'ébauches épithéliales uniques; cette donnée est particulièrement illustrée par les recherches de WOERDEMANN (1921) et de KOCHVA (1966) concernant les glandes labiales. Par ailleurs, ces glandes nous offrent des exemples d'hyperplasie localisée, indépendante de phénomènes d'atrophie; contrairement au schéma général de FAHRENHOLZ, le grand développement des glandes labiales spécialisées n'est pas concomitant d'une atrophie des glandes labiales classiques.

Conformément à sa position parmi les Reptiles actuels, *Sphenodon punctatus* représente, en ce qui concerne l'anatomie des glandes salivaires, le type le plus primitif parmi les Lépidosauriens. Des « cryptes glandulaires », ne comportant plus de cellules épidermiques banales, mais ne dépassant jamais la limite de l'épithélium, existent dans tous les territoires où se trouvent, chez les autres représentants du groupe, des glandes plus évoluées; les zones de la muqueuse buccale où se situent des orifices excréteurs sont plus étendues que chez les Squamates, mais l'extension en profondeur des zones glandulaires est bien moindre. Il n'en est pas de même des glandes linguales qui, tout en restant intra-épithéliales comme chez les Squamates, atteignent, dans le cas du Sphénodon, le développement le plus important parmi tous les Lépidosauriens.

A partir de ce point de départ, la concentration et le développement des différentes glandes se déroulent avec des modalités diverses suivant les cas. L'importance des mucocytes isolés de la cavité buccale est variable, les seules tendances nettes qui se dégagent de l'étude comparée étant l'abondance de ces éléments chez les Ophidiens, à l'exception des Leptotyphlopidae, ainsi qu'une réduction plus ou moins poussée chez les Sauriens, allant jusqu'à l'absence complète chez les Amphisbéniens.

Une tendance générale à la réduction par rapport à *Sphenodon punctatus* se manifeste dans les glandes linguales; mis à part les cas de disparition liée à une spécialisation mécanique de la langue (Varanidae et Ophidiens), ces formations sont réduites chez les Lacertoidea et les Scincoidea, absentes chez les Amphisbéniens, alors que leur développement reste appréciable chez les Gekkota et les Anguimorpha; parmi les groupes généralement considérés comme évolués, seuls les Iguania sont pourvus de glandes linguales bien développées. Rappelons que l'étendue en surface et en profondeur de ces organes varie de façon strictement parallèle.

La concentration est de règle dans le cas des glandes palatines, puisque toute la voûte de la cavité buccale est pourvue, chez *Sphenodon*, de cryptes glandulaires intra-épithéliales, ce qui n'est le cas chez aucun représentant des Squamata. Mais cette localisation dans des territoires définis à propos des résultats n'est pas corrélative d'un grand développement; le parenchyme glandulaire est important chez les Gekkota, plus ou moins réduit, voire absent, chez les autres Sauriens, absent chez les Amphisbéniens et les Ophidiens. Les Scincoidea apportent le seul exemple de glandes palatines polystomatiques et anatomiquement bien définies du fait d'une enveloppe conjonctive particulière, quoique peu étendues.

En ce qui concerne les glandes sublinguales, la tendance à la concentration et à l'hypertrophie par rapport à *Sphenodon punctatus* est évidente chez tous les Squamates, les deux phénomènes n'étant pas nécessairement liés. C'est ainsi que le volume de ces glandes est grand chez les Gekkonidae et Pygopodidae, sans qu'il y ait différenciation d'une gaine conjonctive ni concentration des orifices. Les glandes sublinguales de *Xantusia vigilis*, polystomatiques, sont, au contraire, homogènes et bien individualisées. Les autres Squamata sont caractérisés, à côté de la tendance générale à la concentration des orifices excréteurs, par une tendance à la subdivision du champ glandulaire originel en un massif antéro-médial et un massif postéro-latéral, subissant des évolutions différentes. Les deux massifs restent juxtaposés chez les Sauriens et les Amphisbéniens, à l'exception des Agamidae et Iguanidae où le massif postérieur tend à disparaître. Cette disparition est complète chez les Typhlopidae, Leptotyphlopidae et Boidae, le massif antérieur de ces espèces évoluant,

Source : MNHN, Paris

au contraire, vers la concentration; celle-ci aboutit même, chez les Typhlopidae, à la formation d'une glande monostomatique. *Varanus salvator* et les Colubroidea sont, au contraire, pourvus de massifs postérieurs bien développés et étendus dans le sens aboral, la concentration aboutissant à la formation de trois massifs parallèles chez *Varanus*, de deux massifs coalescents sur la ligne médiane chez les Colubroidea. Le massif antérieur évolue comme chez les autres Ophidiens, sans toutefois atteindre le stade de la glande monostomatique.

Quant aux glandes labiales, une certaine concentration des orifices excréteurs par rapport au Sphénodon existe chez tous les Squamata et va généralement de pair avec une augmentation considérable du parenchyme glandulaire. Le plan structural général de ces glandes est celui d'un massif formé de glandes monostomatiques équivalentes entre elles et juxtaposées; il est modifié à la suite de deux phénomènes opposés. En effet, l'atrophie plus ou moins complète de certaines zones est particulièrement fréquente dans le cas des glandes labiales, notamment en ce qui concerne le territoire maxillaire supérieur des Sauriens et de quelques Ophidiens. A l'inverse, certaines des glandes labiales appartenant à la série dentale de WOERDEMANN (1921) peuvent subir une hyperplasie considérable, allant de pair avec une spécialisation histologique discutée ci-dessous, d'où formation de glandes anatomiquement individualisées et très différentes des autres glandes du massif. Ce deuxième phénomène peut affecter aussi bien le territoire maxillaire supérieur (glande de Duvernoy des Colubridae, glande à venin des Elapidae, Hydrophidae et Viperidae) que le territoire maxillaire inférieur (glande séro-muqueuse de *Varanus salvator*, glande à venin des Helodermatidae).

Les territoires privilégiés où s'opèrent la concentration et le développement des glandes salivaires des Lépidosauriens sont représentés, dans le vestibule, par une bande longeant le rebord labial des maxillaires, dans la cavité buccale par une bande parallèle au rebord lingual des maxillaires et par une bande sagittale; c'est dans ce dernier territoire que la variabilité spécifique est la plus grande. Des deux territoires vestibulaires, c'est l'inférieur qui est le plus développé chez les Sauriens et qui montre, seul, une tendance à la formation de glandes spécialisées; cette tendance est limitée au territoire vestibulaire supérieur chez les Ophidiens, les différences de développement des glandes labiales classiques supérieures et inférieures étant de même sens que chez les Sauriens, mais bien moindres. Dans l'ensemble, et malgré des différences considérables de structure, les glandes sublinguales sont bien développées chez les Squamata, alors que les glandes palatines et les muricytes de la cavité buccale présentent une très grande variabilité spécifique. Compte tenu des données ontogéniques, le caractère monostomatique, degré suprême de l'évolution, est atteint pour toutes les glandes du vestibule buccal, l'étendue de ces organes étant très variable suivant les cas. Parmi les glandes de la cavité buccale, seule la sublinguale des Typhlopidae atteint ce degré d'évolution, mais la tendance à la concentration des orifices est nette, alors que cette même tendance fait défaut pour les autres glandes de cette région. Par leur tendance globale à la réduction, les glandes linguales s'opposent à toutes les autres glandes salivaires des Lépidosauriens.

Les grands traits de l'évolution anatomique, esquissée ci-dessus, se retrouvent à l'échelle de l'anatomie microscopique. Cette évolution va dans le sens de l'enfoncement en profondeur du tissu glandulaire et de son exclusion du revêtement de la cavité buccale, élément essentiel de la définition de la glande telle que nous l'entendons ici. Ce stade est atteint dans un grand nombre de cas, les exceptions les plus importantes étant toutes les glandes salivaires de *Sphenodon punctatus* et l'ensemble des glandes linguales. Parmi les deux conséquences morphologiques qu'entraîne l'augmentation de taille des unités sécrétrices, à savoir la ramification et l'allongement, c'est ce dernier qui domine chez les Lépidosauriens. L'individualisation de segments de calibre très différent, si nette dans les glandes salivaires des Mammifères, est peu marquée dans notre matériel. Les glandes de type tubuleux dominent très largement; des élargissements en sacs des portions terminales des tubes glandulaires existent dans certains cas (glandes sublinguales antérieures de certains Sauriens et à un moindre degré glandes labiales classiques); le véritable type acineux, avec des pièces terminales bien délimitées et des passages de Boll (collets, segments intercalaires), n'est jamais réalisé. Les tubes glandulaires peuvent être plus ou moins ramifiés, surtout dans les glandes du vestibule buccal, sans que ce phénomène prenne l'importance bien connue dans les glandes salivaires des Mammifères. L'agencement des unités sécrétrices en glandes composées, des segments plus ou moins différenciés rejoignant des collecteurs centraux, est assez rare; certaines glandes de Duvernoy, la glande à venin d'*Atractaspis*, celle des Heloder-

Source : MNHN, Paris

matidae et la glande séro-muqueuse de *Varanus salvator* en sont des exemples nets. Il est plus malaisé de se prononcer en ce qui concerne la glande à venin des autres Ophidiens; le profil général est celui d'une glande composée, mais les caractères de l'épithélium ne changent pas à l'approche des collecteurs.

La différenciation du revêtement épithélial des glandes en canaux excréteurs et segments glandulaires est plus ou moins poussée suivant les cas. Il existe de très nombreux exemples de tubes glandulaires s'abouchant dans la cavité buccale par l'intermédiaire de collets très courts, l'épithélium glandulaire se trouvant remplacé, au niveau de ces collets, par de l'épithélium pavimenteux stratifié. D'autres fois, l'épithélium épidermoïde se prolonge plus ou moins loin à l'intérieur du tube glandulaire. Une troisième éventualité, fréquente surtout dans les glandes simples, est représentée par l'accumulation de mucocytes dans la partie du tube proche de l'orifice d'abouchement. Dans les glandes composées, surtout lorsqu'elles atteignent un certain volume, l'épithélium pavimenteux stratifié de l'orifice d'abouchement se continue par un épithélium cubique, dépourvu de produit de sécrétion figuré, l'allure générale des cellules correspondant à celle des collecteurs principaux des glandes salivaires des Mammifères. Le passage vers l'épithélium glandulaire peut se faire brusquement, ou de façon progressive, des cellules glandulaires apparaissant entre les cellules cubiques; ces dernières peuvent aussi prendre progressivement l'allure de cellules glandulaires. Rappelons à cet égard la particularité anatomique de la glande à venin d'*Atractaspis* dont le collecteur principal est tapissé d'épithélium mucipare, ce dernier se prolongeant dans les tubes glandulaires pour former des collets muqueux, légèrement rétrécis. Les canaux excréteurs des glandes labiales présentent souvent de petites dilatations en forme d'ampoules; ces aspects sont particulièrement nets à l'endroit des ramifications.

Notre matériel n'offre aucun exemple de propulsion du produit de sécrétion grâce à une ciliature du système canaliculaire. A côté de la *vis a tergo* liée au fonctionnement des cellules glandulaires, la vidange des unités sécrétrices est assurée par compression extrinsèque. Celle-ci est effectuée, dans le cas de la glande de Duvernoy, par des cellules myo-épithéliales, la glande en question étant le seul siège d'éléments de ce type chez les Lépidosauriens. Dans les glandes spécialisées des territoires labiaux on rencontre, en outre, surtout lorsque le corps glandulaire atteint un certain volume, des fibres musculaires lisses; la glande à venin des Hélodermes, la glande séro-muqueuse de *Varanus salvator* et la glande de Duvernoy de *Dispholidus typus* en offrent des exemples. En outre, la capsule conjonctive qui entoure les glandes contient souvent des fibres musculaires. Il va de soi que le jeu de la musculature extrinsèque, dont l'étude est en dehors de ce travail, joue un rôle essentiel dans l'évacuation des produits de sécrétion; les publications classiques consacrées à la glande à venin des Ophidiens protéroglyphes et solénoglyphes comportent l'étude détaillée d'une musculature spécialement adaptée à cette fonction.

La comparaison des différentes glandes salivaires étudiées ici montre, en admettant que *Sphenodon punctatus* représente la disposition la plus proche du type primitif, que la tendance à la spécialisation anatomique est très variable suivant les territoires. C'est la tendance à la régression qui caractérise le territoire lingual; une certaine tendance à la concentration se manifeste dans le territoire palatin, mais les unités sécrétrices ne s'épanouissent pas, si bien que les glandes palatines ne sont jamais très développées et font défaut chez beaucoup d'espèces. De tous les territoires de la cavité buccale, c'est le sublingual où la tendance à la spécialisation anatomique est la plus forte, mais le degré le plus élevé, à savoir la glande monostomatique, n'est atteint, en ce qui concerne notre matériel, que dans un cas. A cet égard, les potentialités du territoire labial, tout en étant très variables, paraissent supérieures à celles des autres, puisque c'est à la série dentale que se rattachent des organes aussi spécialisés que la glande à venin des Hélodermes, la glande de Duvernoy et la glande à venin des Ophidiens protéroglyphes et solénoglyphes.

Évolution cytologique et histochimique.

Mis à part le cas des glandes linguales, toutes les glandes salivaires de Sphenodon punctatus sont constituées d'un seul type cellulaire, à savoir des mucocytes dont le produit de sécrétion, dépourvu de protides, est une mucine franchement acide. Cette absence de toute diversification histologique peut être considérée de façon légitime comme un caractère primitif.

Source : MNHN, Paris

Un premier élément de diversification histologique est l'apparition d'autres types cellulaires. Des mucocytes existent dans les glandes salivaires de toutes les espèces, mais la part qu'ils prennent à la constitution de ces organes est très variable; ils peuvent être représentés uniquement par des cellules isolées, encastrées dans l'épithélium buccal. En outre, leur siége d'élection est représenté par le système canaliculaire des glandes labiales et le massif postérieur de la glande sublinguale. Contrairement à l'impression que pourrait donner l'examen des préparations colorées par les techniques topographiques, les mucocytes ne sont majoritaires dans l'ensemble des glandes salivaires que chez les Amphisbéniens. Ce sont les cellules muco-séreuses dont le produit de sécrétion, pourvu de mucines acides, est, en outre, plus ou moins riche en protides qui dominent dans l'ensemble des glandes salivaires des Squamates. Sans être aussi bien représentées, les cellules séro-muqueuses dont le produit de sécrétion contient des mucines non acides et une quantité généralement grande de protides, ne sont pas rares. Les glandes sublinguales antérieures et linguales des Sauriens, les glandes labiales des Ophidiens et des Anguimorpha, notamment celles qui sont spécialisées, en apportent des exemples. Des cellules séreuses, à produit de sécrétion riche en protides et APS-négatif, existent dans les glandes linguales des Iguanidae et Agamidae, dans les glandes sublinguales et palatines de *Brookesia spectrum* et dans la glande sublinguale profonde de *Varanus salvator*. Il résulte de cette revue sommaire que la diversification histologique des glandes salivaires des Lépidosauriens est très supérieure à l'impression qui se dégage de la lecture des travaux classiques; c'est chez les Iguania que se trouve atteint son point culminant.

Le deuxième élément de la diversification histologique se situe à l'échelle de la glande; il est représenté par le groupement, dans des unités sécrétrices, des lobules ou des glandes anatomiquement individualisées, de populations cellulaires homogènes, indice d'une spécialisation fonctionnelle de segments de glande ou de glandes. La majorité des glandes salivaires des Squamata sont mixtes; les différents types cellulaires, dont la proportion varie considérablement, occupent le plus souvent des emplacements bien définis, les cellules séro-muqueuses se trouvant au fond des tubes, les cellules muco-séreuses vers la partie moyenne ou au fond lorsque les précédentes ne sont pas représentées; les mucocytes occupent, dans les glandes mixtes, un emplacement proche de l'orifice d'abouchement. Cet ordre, remplacé par l'alternance des cellules dans certains cas, est, en outre, inversé dans les glandes linguales où l'augmentation de la teneur en protides du produit de sécrétion, ainsi que la raréfaction des mucines, se font du fond vers la surface. La tendance au groupement, en unités homogènes, de catégories cellulaires plus ou moins spécialisées dans l'élaboration de produits de sécrétion riches en protides se manifeste avant tout dans les glandes anatomiquement individualisées ayant atteint un certain volume. C'est ainsi que la glande à venin des Viperidae est caractérisée par la concentration des mucocytes en une glande accessoire, anatomiquement individualisée et située sur le trajet d'un conduit excréteur dont les cellules présentent la même potentialité glandulaire que celles des unités sécrétrices séro-muqueuses formant la masse principale de l'organe. Dans d'autres cas (glande à venin des Elapidae et Hydrophidae, glande de Duvernoy de certains Colubridae, glande à venin de *Heloderma horridum* et glande séro-muqueuse de *Varanus salvator*), les cellules séro-muqueuses forment le parenchyme glandulaire à proprement parler, des mucocytes isolés ou groupés sont limités au système canaliculaire et, le cas échéant, à certains lobules spécialisés. Des exemples de glandes homogènes dont l'arbre canaliculaire a, dans ses parties proximales, les mêmes caractères histologiques que le parenchyme, sont fournis par la glande de Duvernoy de *Oligodon taeniatus*, *Dasypeltis scaber* et *Enhydris enhydris*, par les glandes sublinguales antérieures des Ophidiens et par le massif antérieur de la glande sublinguale de certains Sauriens notamment de *Brookesia spectrum*.

Il va de soi que les deux modalités de la diversification histologique qui viennent d'être discutées ne sont pas nécessairement parallèles à la tendance évolutive anatomique conduisant vers la glande monostomatique. Rappelons que, de toutes les glandes sublinguales antérieures des Ophidiens, seule celle des Typhlopidae est parvenue à ce stade ultime de la différenciation anatomique. En ce qui concerne les glandes labiales des Squamata, l'évolution anatomique implique uniquement des phénomènes d'hyperplasie ou, au contraire, d'atrophie, le caractère monostomatique étant réalisé d'emblée.

Rapports avec la biologie de l'espèce et fonction venimeuse.

Il y a lieu d'envisager successivement d'éventuels rapports de la structure des glandes salivaires avec le régime alimentaire et le genre de vie des différentes espèces étudiées ici, ainsi qu'avec la fonction venimeuse.

Source : MNHN, Paris

Régime alimentaire.

En raison de la forte variabilité des glandes salivaires suivant la position systématique des animaux, variabilité discutée dans un paragraphe suivant, la comparaison valable d'espèces carnivores et herbivores ne peut être faite que dans les familles des Iguanidae et des Agamidae. La confrontation des données histologiques relatives d'une part à des espèces connues comme étant strictement végétariennes, tel *Iguana iguana*, d'autre part à des espèces dont le régime, à prédominance végétarienne, est déjà mixte, tel *Amphibolurus reticulatus*, enfin à des espèces carnivores voisines, c'est-à-dire tous les autres représentants étudiés ici de ces deux familles, ne fait apparaître aucune différence systématisée. Signalons toutefois que les cellules séreuses, relativement bien représentées dans les glandes salivaires des Iguania et absentes de ces organes chez tous les autres Lépidosauriens, font défaut chez le végétarien strict qu'est *Iguana iguana*. Il y a lieu de rappeler, dans cet ordre d'idées, que la faible division mécanique de la nourriture dans la cavité buccale des Reptiles rend improbable toute intervention tant soit peu importante d'enzymes salivaires dans la digestion.

Un autre élément de la physiologie alimentaire mérite d'être discuté ici, à savoir un rapport éventuel entre le développement des glandes salivaires et la taille des proies ingérées par l'animal. On sait que cette dernière atteint son maximum chez les Ophidiens. Cette donnée est à mettre en parallèle avec le fait que les glandes correspondant au territoire labial supérieur sont beaucoup plus développées chez les Serpents que chez les Lézards. En outre, la spécialisation, avec augmentation de volume, de glandes du vestibule est plus rare chez ces derniers.

Mode de vie.

Le genre de vie des Serpents aquatiques spécialisés retentit sur le développement des glandes salivaires. Une réduction sensible du massif labial supérieur existe dans tous les cas où l'adaptation à la vie aquatique est suffisamment marquée pour avoir entraîné le déplacement des narines à la partie supérieure de la tête; il en est ainsi des Acrochordidae, Homalopsinae et Hydrophidae figurant dans le tableau I. Chez *Micrurocephalophis gracilis*, espèce à adaptation aquatique particulièrement marquée, cette tendance à la réduction touche même le massif labial inférieur. Aucune différence du développement des glandes salivaires n'existe entre les Colubridae terrestres et *Natrix maura*, pourtant piscivore. Il est permis de se demander dans quelle mesure la réduction des glandes du vestibule buccal des espèces réellement aquatiques ne correspond pas au besoin de lubrification moindre des aliments ingérés. Il nous faut, en outre, souligner que cette tendance à la réduction ne touche jamais les glandes labiales spécialisées qui, lorsqu'elles existent, ont leurs dimensions habituelles.

La vie fouisseuse peut retentir sur la morphologie des glandes salivaires. Lorsque cette spécialisation n'est pas très poussée, il n'existe aucune différence notable entre la structure des glandes de la cavité buccale chez les espèces fouisseuses et non fouisseuses appartenant à des groupes voisins (Anniellidae par rapport à Anguidae, Feylinidae par rapport à Scincidae, Eryxinae par rapport à Boinae, *Atractaspis* par rapport aux autres Viperidae). Mais les familles très spécialisées présentent, par rapport aux autres Squamata, des différences nettes. Les Amphisbéniens et les Typhlopidae sont caractérisés par un développement très important des glandes salivaires, notamment par une forte concentration du massif labial dans la partie antérieure de la tête. Les glandes salivaires de *Leptotyphlops dulcis* sont, au contraire, peu développées, d'où la difficulté d'établir un rapport direct avec la vie fouisseuse.

Évolution de la fonction venimeuse.

Le terme « fonction venimeuse » est, certes, universellement admis, mais le phénomène qu'il prétend désigner est, en réalité, complexe et difficile à définir. Aucune équivoque ne saurait exister dans le cas des Ophidiens protéroglyphes et solénoglyphes, ainsi que dans celui des Helodermatidae dont la morsure entraîne des troubles graves connus depuis la plus haute antiquité. Mais le caractère « venimeux » d'une espèce

Source : MNHN, Paris

est très loin d'être toujours aussi net et sa définition exige certains prémices. Il va de soi que la toxicité, appréciée dans des conditions expérimentales, peut être des plus variables, tel produit, très toxique pour certaines espèces, pouvant être à peu près inoffensif pour d'autres. Il paraît donc légitime de n'apprécier la toxicité éventuelle d'une salive que sur les espèces susceptibles d'être mordues dans des conditions normales, à savoir les proies et les ennemis de l'animal étudié. Même avec cette restriction, la présence dans la salive de composés toxiques ne prouve pas la réalité de la fonction venimeuse, puisque l'envenimation suppose, en outre, la pénétration dans l'organisme de la proie vivante d'une quantité supraliminaire de composés toxiques. Cette dernière condition peut ne pas être réalisée pour des raisons diverses, dont la principale est l'insuffisance mécanique de l'appareil inoculateur. A côté de critères morphologiques (présence d'un appareil venimeux) et pharmacologiques (mise en évidence de toxines dans la salive), le critère éthologique (envenimation effective de proies ou d'ennemis) fait donc partie intégrante de la définition de la fonction venimeuse ayant atteint son plein épanouissement.

Les difficultés de définition qui viennent d'être évoquées sont, *a fortiori* beaucoup plus grandes lorsqu'il s'agit de définir les étapes de l'évolution conduisant de la salive douée uniquement d'un rôle mécanique et digestif au venin caractérisé. Le critère éthologique fait le plus souvent défaut, l'envenimation naturelle de proies ou d'ennemis étant soit encore inconnue, soit difficile à observer ou à apprécier. Les études pharmacodynamiques sont des plus fragmentaires et seraient, de toute façon, très laborieuses dans un grand nombre de cas.

Cet état de chose fait comprendre l'intérêt que peut présenter l'étude morphologique lors des recherches sur l'évolution de la fonction venimeuse au sein d'un groupe animal. Il va de soi que les renseignements obtenus grâce à cette étude sont beaucoup moins précis que ceux qu'apportent les autres disciplines lorsque la fonction venimeuse est pleinement épanouie. Par ailleurs, les données histologiques ne peuvent conduire qu'à des présomptions en ce qui concerne la toxicité d'un produit de sécrétion.

Il résulte des notions exposées dans le chapitre consacré aux résultats que la véritable fonction venimeuse semble liée, chez tous les Lépidosauriens étudiés à ce jour, à la présence de glandes labiales spécialisées, élaborant en majeure partie un produit séro-muqueux, c'est-à-dire dépourvu de mucines acides, APS-positif et riche en protides. C'est cette dernière particularité histochimique qui pourrait représenter, dans le cas de notre matériel, l'indice histochimique le plus valable en faveur d'une éventuelle fonction venimeuse. Il va de soi que cette élaboration de protides va de pair avec des caractères cytologiques trop connus pour être rappelés ici. Mais la présence de protides dans un produit de sécrétion n'est pas obligatoirement un indice en faveur de sa nature venimeuse, si bien qu'une grande prudence s'impose lors de l'interprétation des résultats.

La différenciation anatomique d'un appareil venimeux comporte, chez les Reptiles, le développement d'une glande à venin et celui d'un appareil inoculateur. Insistons d'emblée sur l'absence de parallélisme absolu entre les deux phénomènes. C'est ainsi que la présence d'un appareil inoculateur, notamment de dents sillonnées, va toujours de pair soit avec l'hyperplasie d'une glande labiale particulièrement riche en cellules séro-muqueuses, soit avec l'abondance, dans des glandes labiales classiques, de cellules de ce type. Mais le cas de certains Colubridae aglyphes, dont la glande de Duvernoy contient des toxines décelées par les épreuves pharmacodynamiques, ainsi que des cellules séro-muqueuses, démontre que la réciproque n'est pas vraie. Il va de soi que l'étude de l'appareil inoculateur, abordée par de très nombreux auteurs (voir notamment PHISALIX, 1922; SMITH et BELLAIRS, 1947; ANTHONY, 1955), sort du cadre de ce travail. En ce qui concerne la glande, rappelons qu'elle appartient dans tous les cas étudiés à ce jour à la série dentale, que son hyperplasie par rapport aux glandes labiales classiques est souvent considérable et que la différenciation en parenchyme glandulaire d'une part, conduit excréteur d'autre part, y est très nette. L'hyperplasie explique qu'il s'agit toujours de glandes ramifiées ou composées. Des mécanismes assurant l'évacuation rapide du produit de sécrétion existent soit sous forme de cellules myo-épithéliales, soit sous forme de fibres musculaires intra- et périglandulaire, soit encore sous forme d'une puissante musculature extrinsèque plus ou moins spécialisée en vue de cette fonction. Comme le signalent tous les auteurs classiques et comme nous l'avons rappelé à plusieurs reprises, cette spécialisation de certaines glandes dentales se manifeste chez les Ophidiens dans le territoire maxillaire supérieur, chez les Sauriens dans le territoire maxillaire inférieur.

Source : MNHN, Paris

Nous ne connaissons pas les étapes successives de la différenciation de la glande à venin si particulière des Ophidiens protéroglyphes et solénoglyphes. Dans le cas de la glande de Duvernoy, un indice anatomique en faveur d'une spécialisation venimeuse pourrait être fourni par l'hyperplasie par rapport aux autres glandes labiales; la très petite taille de cet organe chez *Dasypeltis scaber* est à rappeler dans cet ordre d'idées et le mémoire de TAUB (1967) comporte de nombreux autres exemples de cet ordre.

Les caractères anatomiques de la glande labiale séro-muqueuse de *Varanus salvator*, décrite dans un paragraphe précédent, incitent évidemment à la comparaison avec les glandes dentales spécialisées en vue d'une fonction venimeuse, notamment avec celles des Helodermatidae. L'emplacement des deux organes et leur structure sont strictement comparables; quoique de volume relatif moindre que celle des Hélodermes, la glande du Varan est considérablement hyperplasiée par rapport aux glandes labiales classiques; le canal excréteur débouche à proximité immédiate d'une dent, mais celle-ci n'est pas sillonnée.

La glande temporale antérieure de certains Booidea et Colubroidea, dont le caractère dental ne peut pas être affirmé de façon formelle, est parfois le siège d'une certaine hyperplasie par rapport aux autres glandes du massif labial, mais elle est toujours loin d'atteindre la taille des glandes de Duvernoy bien épanouies.

Comme nous l'avons signalé ci-dessus, la prédominance, dans les unités sécrétrices, de cellules séro-muqueuses dont le produit de sécrétion comporte une abondante composante protidique représente, dans le cas des Reptiles, un caractère commun de toutes les glandes à venin connues en tant que telles. Mais des cellules de ce type existent dans des glandes dont la fonction venimeuse est pour le moins très improbable, comme les glandes sublinguales, linguales et palatines. D'autre part, des cellules séro-muqueuses riches en protides existent dans les glandes labiales classiques de très nombreux Colubridae (voir tableau IV), dans celles des Anguidae et Anniellidae, enfin dans la glande séro-muqueuse de *Varanus salvator*. Aucune particularité cytologique ou histochimique ne permet de différencier ces éléments des cellules d'authentiques glandes à venin, telles que celle des Hélodermes ou la glande de Duvernoy. Rappelons, dans cet ordre d'idées, que les glandes labiales supérieures des Typhlopidae comportent des lobules entièrement constitués de cellules séro-muqueuses, mais que ces éléments sont relativement pauvres en protides. Les données histologiques autorisent donc, avec toutes les réserves qui s'imposent, l'hypothèse suivant laquelle les cellules séro-muqueuses des glandes labiales classiques de certains Colubridae, les éléments du même type des glandes labiales classiques des Anguidae et Anniellidae, enfin les cellules de la glande séro-muqueuse de *Varanus salvator*, élaboreraient des composés se rapprochant des authentiques venins de Reptiles.

L'étude cytologique et histochimique fait ainsi apparaître la part prépondérante prise par des cellules séro-muqueuses à l'élaboration des produits sécrétés par les authentiques glandes à venin des Squamates. Mais il ne faut pas oublier pour autant que tous ces produits se trouvent mélangés, avant leur inoculation, à des mucines acides. Dans le cas de l'appareil venimeux le plus perfectionné, à savoir celui des Ophidiens protéroglyphes et solénoglyphes, des mucocytes sont localisés dans des segments anatomiquement définis de la glande à venin; dans celle de *Heloderma horridum* et dans la glande de Duvernoy d'un certain nombre de Colubridae, c'est le système canaliculaire qui représente le siège d'élection des mucocytes, ces derniers ne formant par une entité anatomique. Dans d'autres glandes de Duvernoy, le parenchyme glandulaire lui-même est mixte, des cellules muqueuses et séro-muqueuses pouvant coexister dans une même unité sécrétrice ou se trouver dans des unités sécrétrices contiguë. Il existe des glandes de Duvernoy purement séro-muqueuses, mais il ne faut pas oublier que dans tous les cas autres que les Ophidiens protéroglyphes et solénoglyphes, le venin est, de toute façon, mélangé lors de l'inoculation, à la salive riche en mucines élaborées par les autres glandes salivaires. Cet état de choses a certaines répercussions physiologiques; rappelons, dans cet ordre d'idées, les expériences de GENNARO et collaborateurs (1963) citées dans le paragraphe consacré à la glande à venin.

La glande temporale antérieure de certains Booidea a été considérée par PHISALIX (1922, p. 397 et 515-518) comme étant venimeuse. Les essais pharmacodynamiques de cet auteur ne sont pas en accord avec l'hypothèse d'une toxicité élevée du venin. Du point de vue histologique, la glande temporale est constituée exclusivement de cellules muco-séreuses et de mucocytes, sa composition cellulaire étant identique à celle des autres glandes labiales. Il en résulte que l'examen histologique n'apporte aucun indice en faveur du caractère venimeux de cette glande.

Du point de vue cytophysiologique, la comparaison des différentes glandes à venin authentiques montre que ces organes fonctionnent suivant deux types essentiellement différents. L'un de ces types, corres-

Source : MNHN, Paris

pondant strictement au schéma classique de la cellule glandulaire « séreuse », comporte l'élaboration intracellulaire de grains acidophiles et leur mise en réserve au pôle apical des cellules, l'extrusion se faisant au moment de la « vidange » de la glande. Il correspond à toutes les glandes envisagées ici, à l'exception de celle des Ophidiens protéroglyphes et solénoglyphes. Dans cette dernière, la mise en réserve du produit de sécrétion, élaboré lui aussi sous forme de grains acidophiles, ne se fait pas au sein des cellules, mais dans la lumière élargie des unités sécrétrices. Certaines données histochimiques incitent même à admettre que c'est dans la lumière des tubules seulement que le produit de sécrétion acquiert ses caractères chimiques définitifs, ce qui conduirait à une mise en parallèle avec l'activité élaboratrice de la glande thyroïde. Notons à ce sujet que la glande de Duvernoy de *Dispholidus typus*, Colubridae opistoglyphe effectivement venimeux (l'envenimation mortelle de l'homme a été signalée à plusieurs reprises) occupe, du point de vue cytophysiologique, une position intermédiaire entre les deux types. Il résulte des figures 1, pl. 3 et 2 pl. 5 de Taub (1967), ainsi que de notre description, que la mise en réserve intracellulaire du produit de sécrétion est, certes, importante, mais que de grande quantités de ce produit s'accumulent également dans la lumière des unités sécrétrices.

L'évolution phylétique de la fonction venimeuse au sein du groupe des Lépidosauriens a donné lieu à de nombreuses discussions, mais celles-ci ont porté avant tout sur la différenciation de l'appareil inoculateur et sur la taille de la glande à venin, les particularités histochimiques de celle-ci n'ayant guère été prises en considération. Il va de soi que toute tentative de reconstitution mentale de cette évolution à partir de formes actuelle repose sur l'hypothèse suivant laquelle ces formes représentent des étapes différentes d'une évolution encore en cours. Dans l'esprit de cette hypothèse de travail, nos résultats permettent de dégager quelques termes d'une série évolutive au sein des Anguimorpha, une seconde dans la famille des Colubridae. Une troisième série évolutive n'est connue que par son terme ultime, à savoir la glande à venin des Ophidiens protéroglyphes et solénoglyphes.

C'est dans le territoire maxillaire inférieur que se manifeste, chez les Anguimorpha, la tendance à l'épanouissement de la fonction venimeuse. L'apparition, dans les deux tiers antérieur du massif labial des Anguidae (voir à ce sujet Raynaud, 1961) et Anniellidae, de cellules séro-muqueuses très riches en protides, cellules déjà plus ou moins groupées, pourrait représenter l'un des premiers stades de cette évolution. L'individualisation d'une volumineuse glande séro-muqueuse est un fait acquis chez *Varanus salvator* et la fonction venimeuse effective d'une glande très comparable à la précédente chez les Helodermatidae se trouve étayée par de nombreuses observations. Quelques étapes de cette évolution ne sont pas encore représentées dans le matériel connu à ce jour, à savoir l'apparition, dans des glandes purement muqueuses au départ, de cellules muco-séreuses dont le produit de sécrétion est caractérisé par la coexistence de protides et de mucines acides, ainsi que les premiers stades de l'hyperplasie d'une glande dentale.

Les données concernant la série évolutive que représente, du point de vue de la fonction venimeuse, la famille des Colubridae, sont plus complètes. Parmi les espèces dépourvues de glande de Duvernoy, deux, *Aerochordus javanicus* et *Boaedon fuliginosus*, ne possèdent dans les glandes labiales que des cellules et muqueuses et muco-séreuses. Une autre, *Storeria occipitomaculata*, est pourvue de trois catégories cellulaires, à savoir des cellules muqueuses, muco-séreuses et séro-muqueuses. Les glandes labiales classiques des espèces pourvues d'une glande de Duvernoy présentent une constitution cellulaire variable, sans rapport direct avec les caractères structuraux de cette dernière glande. Ce fait ressort clairement des données de Taub (1967). Dans notre matériel, les glandes labiales classiques de *Coronella austriaca* contiennent des cellules muqueuses et muco-séreuses, celles de *Oligodon taeniatus*, *Dasypeltis scaber* et *Dispholidus typus* des cellules muqueuses et séro-muqueuses, celles de *Natrix maura*, *Natrix natrix* et *Enhydris enhydris* des cellules muqueuses, muco-séreuses et séro-muqueuses. Cet ensemble offre donc des termes de passage possible de la glande muqueuse pure à la glande séro-muqueuse spécialisée; la spécialisation de la glande de Duvernoy peut aller de pair avec la disparition des cellules séro-muqueuses ou muco-séreuses dans les glandes labiales classiques; la disparition concomitante des deux types n'est pas représentée dans notre matériel.

A notre connaissance, il n'existe pas de précurseur actuel de la glande à venin des Ophidiens protéroglyphes et solénoglyphes, organe très spécialisé et connecté à un appareil inoculateur remarquablement adapté à cette fonction. Seule la glande à venin des Viperidae du genre *Atractaspis* pourrait représenter, en raison de la moindre concentration des mucocytes, un stade moins poussé de la spécialisation. L'existence

Source : MNHN, Paris

de cette glande dont les particularités cytophysiologiques ont été rappelées ci-dessus, va de pair avec la présence, dans les glandes labiales classiques, de mucocytes et de cellules muco-séreuses, les cellules séro-muqueuses faisant entièrement défaut.

Rappelons, dans cet ordre d'idées, que les glandes labiales classiques des Boidea contiennent, comme chez les Viperidae, des cellules muqueuses et muco-séreuses; *Cylindraphis rufus* est, toutefois, caractérisé par la présence, dans ces glandes, de deux types cellulaires muco-séreux, dont l'un correspond au schéma général, l'autre en différant par la grande richesse en protides et la faible teneur en mucines acides.

Dans l'esprit de l'hypothèse de travail qui vient d'être discutée, il est donc possible de concevoir l'évolution de la fonction venimeuse des Lépidosauriens comme répondant au schéma suivant : des cellules muqueuses au départ deviennent muco-séreuses, puis séro-muqueuses, par adjonction de protides aux mucines sécrétées, puis changement de constitution chimique de ces mucines; les cellules séro-muqueuses se concentrent progressivement au sein des unités sécrétrices, puis dans des glandes spécialisées qui s'hyperplasient et contractent des relations anatomiques avec un appareil inoculateur. Il va de soi que les techniques utilisées dans ce travail ne permettent pas de définir le stade de l'évolution morphologique qui correspond à l'apparition effective de toxines dans la salive. Dans l'état actuel de nos connaissances, la potentialité évolutive conduisant vers la fonction venimeuse est limitée au territoire labial des Lépidosauriens; ses traductions morphologiques ne sont manifestes que chez les Anguimorpha et les Colubroidea.

Rapports avec la position systématique.

Il existe des rapports incontestables entre la structure des glandes salivaires et la position systématique des espèces étudiées ici.

Aux très nombreuses particularités de *Sphenodon punctatus*, justifiant la place particulière de cet animal, vient s'ajouter la structure des glandes salivaires. Mis à part le champ lingual, très développé, toutes les glandes buccales du seul Rhynchocéphale actuel présentent des caractères morphologiques qu'il semble légitime de considérer comme étant très primitifs.

Du point de vue anatomique, les glandes salivaires des Sauriens sont caractérisées par une tendance à la réduction du massif lingual par rapport au Sphénodon; encore épanoui chez les Gekkota à l'exception des Xantusidae, chez les Iguania et chez les Anguimoidea, il est plus ou moins réduit chez les autres Sauriens et a disparu chez les Varanidae. Encore plus nette est la réduction du massif labial supérieur qui ne subsiste que chez les Iguania.

L'ensemble Gekkonidae-Pygopodidae, très homogène du point de vue qui nous retient ici, est caractérisé par le grand développement relatif des glandes palatines, ainsi que par la structure particulière des glandes sublinguales où dominent des cellules contenant souvent une grande quantité de protides. *Xantusia henshawi* diffère des deux familles précédentes, sans que la morphologie des glandes salivaires impose le rapprochement avec un autre groupe; les glandes sublinguales diffèrent de celles de tous les autres Lépidosauriens.

Outre la présence de glandes labiales supérieures, les Iguania sont essentiellement caractérisés par l'abondance, dans toutes les glandes salivaires, de cellules riches en protides; ils représentent le seul groupe de Lépidosauriens dont ces glandes contiennent des cellules séreuses au sens de notre définition. Signalons à ce sujet qu'il n'existe apparemment aucun rapport entre ces cellules, riches en protides et APS-négatives, et la fonction venimeuse. Présent chez les Chamaeleonidae, le massif postérieur de la glande sublinguale est très réduit chez les Iguanidae, absent chez les Agamidae.

Les Lacertoidea étudiés ici montrent une tendance nette à la réduction de toutes les glandes salivaires; des différences non négligeables existent entre les diverses espèces figurant dans le tableau I. Dans l'ensemble des mucines acides dominent dans les divers produits de sécrétion.

La même tendance à la réduction des glandes et à la prédominance de mucines acides dans le produit de sécrétion existe dans le cas des Scincoidea, l'uniformité de structure étant grande chez les Scincidae et les Feylinidae.

Source : MNHN, Paris

Le seul caractère commun des Anguimorpha est représenté, en ce qui concerne les glandes salivaires, par la présence de cellules séro-muqueuses dans les glandes labiales inférieures. L'existence d'une glande dentale séro-muqueuse spécialisée rapproche les Varanidae des Helodermatidae, mais la structure de toutes les autres glandes souligne l'homogénéité des Anguioidea. Les Varanidae se rapprochent, au contraire, des Colubroidea par l'absence bien connue de glandes linguales et par la morphologie des glandes sublinguales, notamment la présence d'un massif postérieur très étendu dans le sens aboral. Ce détail anatomique n'est pas obligatoirement lié à la morphologie particulière de la langue puisque le massif en question fait défaut chez tous les Ophidiens autres que les Colubroidea.

Les Amphisbéniens sont caractérisés d'une part par l'absence de glandes linguales, d'autre part par la concentration, dans le sens rostral, des massifs labiaux supérieurs, très bien développés, enfin par le caractère muqueux de tous les produits de sécrétion.

Les traits communs aux glandes salivaires de tous les Ophidiens sont, à côté de l'absence de glandes linguales, le développement constant du massif labial supérieur, siège d'une nette tendance à la spécialisation et celui des mucocytes de la cavité buccale, seuls les Leptotyphlopidae faisant exception à cette dernière règle.

Toutes les glandes salivaires sont très développées chez les Typhlopidae; les mucocytes de la cavité buccale sont particulièrement épanouis et la glande sublinguale antérieure a atteint le stade monostomatique; rappelons qu'il en est de même des glandes cloacales (Gabe et Saint Girons, 1965).

Leprotyphlops dulcis est, au contraire, caractérisé par un très faible développement des mucocytes de la cavité buccale, les autres glandes salivaires étant, dans l'ensemble, de taille relative nettement plus petite que celles des Typhlopidae.

L'ensemble des Booidea examinés ici est remarquable par l'uniformité des glandes sublinguales; les glandes labiales de *Cylindrophis rufus*, représentant des Anilidae, diffèrent, au contraire, de celles des Boidae et Xenopeltidae.

Tous les Colubroidea examinés en vue de ce travail, y compris *Acrochordus javanicus*, sont pourvus d'une glande sublinguale postérieure, impaire et médiane, la disposition des pores excréteurs évoquant la coalescence de deux ébauches parasagittales; de tous les autres Lépidosauriens, seul *Varanus salvator* est pourvu d'un massif comparable, les pores excréteurs étant, toutefois, beaucoup moins localisés. C'est, de tous les Squamates actuels, le groupe des Colubroidea qui montre la sériation la plus nette dans l'épanouissement des substrats morphologique de la fonction venimeuse.

En ce qui concerne la taxonomie des Lépidosauriens, la morphologie comparée des glandes salivaires souligne donc l'uniformité de l'ensemble Gekkonidae-Pygopodidae, mais n'apporte aucune précision sur la position systématique des Xantusidae. L'homogénéité des Iguania est illustrée de façon frappante. Nos données n'apportent pas d'argument en faveur de la réunion, en un ensemble, des Lacertoidea et des Scincoidea, tout en démontrant l'homogénéité de cette dernière superfamille. Dans les Anguimorpha, ensemble dont l'unité est soulignée par la présence de cellules séro-muqueuses dans le massif labial inférieur, les Helodermatidae se rapprochent des Anguidae et Anniellidae par la structure des glandes sublinguales et linguales, mais s'en écartent pour se rapprocher de *Varanus salvator* par l'existence, dans le massif labial, d'une glande dentale séro-muqueuse, très développée. D'autre part, l'absence de glandes linguales et la morphologie des glandes sublinguales rapprochent les Varanidae des Colubridae. Quant à la taxonomie des Ophidiens, l'étude comparée des glandes salivaires confirme les idées généralement admises en la matière, au sujet desquelles il n'y a pas lieu d'insister et apporte un argument en faveur du maintien des Acrochordidae parmi les Colubroidea.

Il va de soi que les caractères morphologiques d'une glande salivaire, pris isolément, ne sauraient représenter un critère taxonomique ou phylogénique infaillible. Le chapitre consacré aux résultats apporte de nombreux exemples de coexistence, dans une espèce donnée, de glandes salivaires très évoluées et de glandes restées primitives; rappelons que les glandes linguales montrent une tendance générale à la réduction, leur développement maximal étant réalisé chez *Sphenodon punctatus*, alors que toutes les autres glandes salivaires

Source : MNHN, Paris

s'épanouissent à partir de l'état très primitif réalisé chez cette espèce. Il semble permis d'admettre que l'évolution des différentes glandes salivaires des Lepidosauriens, à partir d'un type primitif, n'a été ni parallèle, ni synchrone dans les différentes lignées. Ces restrictions sont *a fortiori* valables lorsqu'on prend en considération l'état global des glandes salivaires dans un groupe donné. Il n'en reste pas moins vrai que certains rapprochements suggérés par l'étude histologique des glandes salivaires sont des plus suggestifs; les données relatives à *Varanus salvator* en sont un excellent exemple.

Comparaison avec les autres Vertébrés.

La comparaison des glandes salivaires des Lépidosauriens et de celles des autres Reptiles est facile à l'échelle de l'anatomie, puisque la structure de la cavité buccale est, dans ses grandes lignes, la même chez tous les Reptiles. Il résulte des recherches classiques, passées en revue par FAHRENHOLZ (1937) que la cavité buccale des Chéloniens est largement pourvue de mucocytes isolés, ainsi que de glandes linguales, sublinguales et palatines faciles à homologuer à celles des Lépidosauriens, alors que le vestibule buccal est dépourvu de glandes; cette absence de glandes labiales classiques représente la différence essentielle entre Chéloniens et Lépidosauriens. Rappelons, toutefois, que les Tortues examinées à cet égard possèdent une volumineuse glande de la commissure labiale (RANVIER, 1884), correspondant à la glande de l'angle buccal des Oiseaux. Cette glande est peut-être à rapprocher des glandes temporales antérieures de certains Ophidiens. On sait, par ailleurs, que les glandes salivaires des Crocodiliens sont très peu développées. L'absence de glandes labiales s'explique par celle de lèvres; les auteurs modernes sont d'accord pour reconnaître l'absence de glande sublinguale, alors que les glandes linguales et palatines peuvent être bien représentées.

Beaucoup plus complexes sont les problèmes qui se posent lors de la comparaison avec les autres Vertébrés. Il va de soi que la glande buccale des Agnathes ne saurait être comparée avec l'une quelconque des glandes salivaires des Vertébrés Gnathostomes. Les représentants de l'ancien ensemble des Poissons étudiés à cet égard sont caractérisés par l'abondance, dans l'épithélium buccal, de cellules glandulaires isolées, parfois groupées en cryptes au sens de Fahrenholz, ainsi que par l'absence de glandes anatomiquement individualisées. Les Amphibiens sont pourvus, à côté de glandes unicellulaires intra-épithéliales, de formations glandulaires anatomiquement individualisées dont certaines ont atteint le stade monostomatique. Parmi ces glandes au vrai sens du terme, celles qui siègent sur la face dorsale de la langue peuvent sans difficulté être homologuées aux glandes linguales des Lépidosauriens, mais il n'en est pas de même en ce qui concerne les glandes intermaxillaires, infralinguales et mentonnières dont la variabilité est d'ailleurs très grande au sein de la classe des Batraciens. Dépourvue de glandes unicellulaires, la muqueuse buccale des Mammifères reçoit les canaux excréteurs de glandes salivaires très bien développées, dont certaines ont atteint des dimensions considérables et sont monostomatiques. Le grand développement des glandes du vestibule buccal d'une part, la prépondérance parmi les glandes de la cavité buccale, de celles correspondant au territoire maxillaire inférieur, d'autre part, rapprochent les Mammifères des Lépidosauriens. Il va de soi qu'une tentative d'homologation ne saurait aller au-delà de la comparaison de territoires. C'est ainsi qu'en dépit de différences anatomiques très importantes dont la principale est l'enfoncement en profondeur, il ne paraît pas téméraire de comparer les glandes linguales des Mammifères et celles des Reptiles. De même, l'ensemble des glandes sous-maxillaires et sublinguales des Mammifères pourrait correspondre au territoire sublingual des Lépidosauriens. On retrouve également, malgré des différences anatomiques très profondes des pièces osseuses, la tendance à la différenciation de glandes dans le territoire palatin des deux groupes, la même remarque étant valable pour le territoire labial. Mais toute tentative d'homologation à l'échelle de la glande spécialisée serait oiseuse et il nous semble regrettable qu'un abus de langage tenace conduise à désigner sous le nom de parotide une glande dentale de certains Lépidosauriens et une glande labiale *sensu stricto* des Mammifères. Rappelons, en ce qui concerne ces derniers, que les glandes linguales et les sublinguales mineures sont les seules glandes anatomiquement individualisées à avoir conservé le caractère polystomatique. Conformément à un ensemble de données trop connues pour être rappelées ici, c'est évidemment avec les glandes salivaires des Oiseaux que celles des Reptiles sont les plus faciles à homologuer. De ce point de vue, notre travail confirme entièrement, sur un matériel plus nombreux, les données classiques de FAHRENHOLZ. Comme le fait remarquer cet

Source : MNHN, Paris

auteur, la prédominance du type polystomatique dans les glandes anatomiquement individualisées, celle du profil tubuleux, la fréquence de collecteurs centraux parcourant la majeure partie du parenchyme, représentent autant de caractères communs. En outre, la disposition anatomique des glandes de la cavité buccale est la même chez les Lépidosauriens et les Oiseaux, mais les glandes du vestibule ne sont représentées chez ces derniers, que par la glande buccal. Rappelons, à cet égard, l'existence chez les Chéloniens d'une glande de la commissure labiale, ainsi que la tendance à l'hyperplasie des glandes temporales antérieures de certains Ophidiens.

Du point de vue de l'anatomie microscopique, les glandes salivaires des Lépidosauriens sont caractérisées par la prédominance du profil tubuleux et par la rareté relative de la différenciation de conduits excréteurs à fonction purement vectrice. Ces deux caractéres se retrouvent chez les Oiseaux. Dans le cas des glandes salivaires des Mammifères, au contraire, le type acineux domine, l'arbre canaliculaire dépourvu de fonction sécrétrice ayant, par ailleurs, atteint un grand développement. C'est la différence de profil qui vient d'être évoquée qu'exprimait Cl. Bernard en opposant les glandes en crypte des Sauropsidés aux glandes en grappe des Mammifères et des Batraciens.

La comparaison, à l'échelle cytologique et histochimique, des glandes salivaires des Lépidosauriens avec celles des autres Vertébrés est rendu très malaisé par l'absence d'études comparatives récentes, fondées sur une base anatomique suffisamment large. Rappelons, à ce sujet, que le dernier en date des travaux d'ensemble sur les glandes salivaires des Oiseaux, fournissant la matière de toutes les mises au point, est celui d'Antony (1919) et que même les glandes salivaires des Mammifères n'ont été explorées, au moyen des techniques cytologiques et histochimiques actuelles, que chez les espèces domestiques et celles qui servent couramment dans les laboratoires de physiologie.

C'est donc sous réserve de nouvelles recherches qu'il nous faut signaler une différence nette entre les glandes salivaires des Sauropsidés, en particulier des Lépidosauriens, d'une part, celles des Mammifères d'autre part, à savoir la prédominance, chez les premiers, de produits de sécrétion où dominent les constituants glucidiques. Il résulte de notre travail que les cellules de type séreux dont le produit de sécrétion, riche en protides, ne contient pas de glucides histochimiquement décelables, sont parcimonieusement représentées dans les glandes salivaires des Lépidosauriens et que même les éléments séro-muqueux dont le produit contient à la fois des protides et des glucides autres que les mucines acides, ne dominent que dans les glandes spécialisées. Ces catégories cellulaires sont, au contraire, très bien représentées dans les glandes salivaires des Mammifères, où elles forment soit la totalité du parenchyme sécréteur, soit la partie séreuse des glandes mixtes. Les mucocytes au sens de notre classification, dont le produit de sécrétion, riche en mucines acides, est dépourvu de protides, sont bien représentés dans les glandes salivaires des Lépidosauriens, des Oiseaux et des Mammifères. L'absence de recherches récentes interdit toute discussion sur le degré d'acidité et le caractère sulfaté ou carboxylé des mucines élaborées par les glandes salivaires des Oiseaux; les données actuelles (voir en particulier Spicer, 1963; Shackleford, 1963) apportent, au contraire, des éléments de comparaison entre les mucines des glandes salivaires de certains Mammifères et celles des Lépidosauriens. Il en résulte que les mucines franchement acides sont, dans l'ensemble, mieux représentées chez les Mammifères explorés à cet égard que chez les Lépidosauriens; chez ces derniers, des mucines peu acides, carboxylées ou sulfatées, dominent dans la plupart des glandes salivaires, des mucines franchement acides étant élaborées surtout par les mucocytes isolées de la cavité buccale. Les sulfomucines mises en évidence dans ce travail peuvent être, suivant les cas, franchement ou peu acides, cette dernière constatation correspondant à des faits bien établis pour certaines sécrétion muqueuses des Mammifères (Spicer, 1963). Comme nous l'avons signalé à plusieurs reprises, la catégorie cellulaire la mieux représentée dans les glandes salivaires des Lépidosauriens élabore un produit de sécrétion contenant à la fois des mucines plus ou moins acides et une certaine quantité de protides; ce sont les cellules muco-séreuses de notre classification. Chez les Mammifères, cette catégorie, confondue tantôt avec les cellules « séreuses », tantôt avec les cellules muqueuses, n'est certainement pas aussi bien représentée.

Ces différences entre les produits de sécrétion des glandes salivaires des Sauropsidés d'une part, des Mammifères d'autre part, sont faciles à interpréter en tenant compte des particularités de la physiologie alimentaire dans les deux groupes. Le premier temps de l'alimentation est représenté, chez les Sauropsidés en général et les Lépidosauriens en particulier, par l'ingestion de proies entières, la division mécanique de la nourriture dans la cavité buccale ne jouant qu'un rôle des plus effacés; les plus volumineuses et les plus spé-

Source : MNHN, Paris

cialisées des glandes salivaires de ces animaux le sont en vue d'une fonction autre que la transformation chimique du bol alimentaire. Dans le cas des Mammifères, la division mécanique et l'insalivation des aliments jouent, au contraire, un rôle essentiel, l'appareil masticateur et les glandes salivaires présentant des particularités de structure en rapport avec cette fonction; la nature chimique des aliments ingérés joue un rôle bien moindre.

Malgré son caractère sommaire, lié à l'état fragmentaire des données, cette comparaison, à l'échelle cellulaire, des glandes salivaires des Lépidosauriens avec celles des autres Vertébrés Tétrapodes, souligne l'étroitesse des rapports entre la physiologie alimentaire et la structure des organes en question. Comme la comparaison à l'échelle anatomique, la comparaison des données cytologiques et histochimique montre que l'évolution des glandes salivaires, dans un groupe zoologique donné, est indépendante de celle d'autres caractères anatomiques, si bien que les liens entre la structure de ces organes et la physiologie alimentaire paraissent plus étroits que ceux qui existent entre cette structure et la position systématique.

L'étude comparée des glandes salivaires des Lépidosauriens conduit nécessairement à discuter la théorie de la « mucification » (Verschleimungstheorie) de HEIDENHAIN (1920), formulée en vue de l'homologation des différents segments des glandes salivaires des Mammifères.

Aux termes de cette conception, la glande « séreuse » pure est implicitement considérée comme étant le type primitif, la formation de glandes mixtes étant le résultat d'une métaplasie muqueuse de certaines parties du système canaliculaire à savoir les segments intercalaires (isthmes). La théorie de la mucification explique évidemment la position terminale des segments « séreux » dans les glandes mixtes de l'Homme et de certains Mammifères domestiques (croissants de Gianuzzi); l'hypothèse d'une métaplasie muqueuse des segments intercalaires fait également comprendre la coexistence, dans certaines glandes salivaires de Mammifères, de tubes muqueux et de segments intercalaires très courts. Mais il va de soi que l'érection de cette manière de voir en théorie générale, susceptible d'expliquer la morphologie de toutes les glandes salivaires de Vertébrés, soulève de graves objections, dont certaines ont été formulées par les contemporains de HEIDENHAIN. C'est ainsi que ZIEGLER (1935), FAHRENHOLZ (1937), font remarquer à très juste titre que l'hypothèse consistant à admettre le caractère « primitif » des glandes «séreuses» et à en faire dériver les glandes mixtes par métaplasie muqueuse partielle du système canaliculaire n'est pas particulièrement vraisemblable, l'hypothèse diamétralement opposée cadrant bien mieux avec les données de l'histologie comparée. De même ZIMMERMANN (1927) souligne l'impossibilité d'expliquer, par la théorie de la mucification, les détails de structure des glandes «muqueuses» pures des Mammifères. Il y a lieu d'ajouter à ceci que la répartition des différentes catégories cellulaires dans certaines glandes mixtes, notamment les glandes sous-maxillaires des Muridae, est en contradiction formelle avec la conception de HEIDENHAIN.

Les données exposées dans ce travail confirment entièrement les réserves de ZIMMERMANN (1927) et de FAHRENHOLZ (1937). C'est le mucocyte qui semble représenter, dans les glandes salivaires des Lépidosauriens, la catégorie cellulaire primitive, la tendance évolutive, poussée plus ou moins loin suivant les cas, étant l'adjonction, aux mucines du produit de sécrétion, de protides en plus ou moins grande quantité. Dans l'ensemble, les éléments séro-muqueux ou séreux se localisent effectivement au fond des unités sécrétrices, ce qui peut paraître conforme à la théorie de la mucification; mais, outre que cette règle n'est pas générale, la topographie qui vient d'être évoquée résulte d'une évolution diamétralement opposée à celle que postule HEIDENHAIN, à savoir l'apparition d'éléments élaborant des produits riches en protéines dans le fond des unités sécrétrices et non la métaplasie muqueuse de la partie du système canaliculaire se trouvant au contact d'un parenchyme glandulaire « séreux ».

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS

L'étude comparée des glandes salivaires de 55 espèces de Lépidosauriens montre, en somme, le caractère primitif de ces organes chez *Sphenodon punctatus*; à partir de cet état une évolution indépendante suivant les glandes et les lignées a conduit, dans l'ensemble, à l'épanouissement de tous les territoires, à l'exception du territoire lingual dont la tendance à la régression est très nette. Du point de vue de l'anatomie microscopique, le type tubuleux est maintenu dans la plupart des cas et la différenciation du système canaliculaire n'est pas très poussée; ces caractères se retrouvent dans les glandes salivaires des Oiseaux. Un autre trait commun aux glandes salivaires des deux groupes est la prédominance du type polystomatique. Parmi les glandes de la cavité buccale, ce sont celles du territoire maxillaire inférieur qui montrent, dans tous les groupes de Lépidosauriens, la plus forte tendance à l'épanouissement. Dans le cas des glandes du vestibule buccal, cette tendance est plus forte pour le territoire maxillaire inférieur des Sauriens, pour le territoire maxillaire supérieur des Ophidiens. L'épanouissement des glandes labiales va de pair, dans deux lignées (les Anguimorpha et les Colubroidea), avec la spécialisation progressive de glandes en vue d'une fonction différente de l'insalivation des aliments, la fonction venimeuse.

La prise en considération de la morphologie générale des cellules glandulaires et des caractères histochimiques des produits de sécrétion conduit à leur classement en quatre catégories. Dans l'ensemble, les mucines modérément acides dominent dans ces produits. La composante protidique tend à augmenter avec l'évolution; elle est dominante dans le cas des glandes spécialisées. C'est le type séro-muqueux qui semble représenter le substrat morphologique de la fonction venimeuse, les modalités cytophysiologiques de l'élaboration et de l'accumulation du produit de sécrétion imposant la distinction de la glande à venin des Ophidiens protéroglyphes et solénoglyphes des autres glandes pouvant jouer le même rôle. Une évolution dont la signification fonctionnelle est certainement différente conduit à la prédominance des protides dans le produit de sécrétion des glandes salivaires des Iguania.

Il n'existe aucun rapport net entre le régime alimentaire et la structure des glandes salivaires, celle-ci étant assez uniforme à l'échelle de l'infra-ordre ou de la superfamille. La comparaison avec les autres Vertébrés fait, au contraire, apparaître un rapport très net entre les caractères morphologiques des glandes salivaires et les modalités du temps buccal de l'acte digestif. Comme chez certains Oiseaux piscivores, on constate chez les Serpents aquatiques très spécialisés une nette tendance à la réduction des glandes salivaires, notamment du massif labial supérieur.

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ

L'étude morphologique des glandes salivaires de 55 espèces de Lépidosauriens, représentatives des différentes lignées de la sous-classe, montre les faits suivants :

1. Les cellules glandulaires qui forment ces organes peuvent être classées en quatre catégories, à savoir les cellules muqueuses (mucocytes) dont le produit de sécrétion, riche en mucines acides, est dépourvu de protides, les cellules muco-séreuses, à produits contenant des mucines acides et une quantité plus ou moins grande de protides, les cellules séro-muqueuses, à produit de sécrétion riche en protides et dépourvu de mucines acides, mais contenant d'autres glucides, enfin les cellules séreuses dont le produit, riche en protides, ne contient aucun glucide histochimiquement décelable. A ces caractères histochimiques du produit de sécrétion correspondent des particularités morphologiques générales des cellules.

2. Les glandes labiales classiques sont toujours bien développées à la mâchoire inférieure; elles font défaut à la mâchoire supérieure des Sauriens, à l'exception des Iguania. Elles représentent dans tous les cas un massif de glandes tubuleuses ramifiées, monostomatiques, chaque glande conservant son individualité, malgré l'étroite juxtaposition. La distinction classique en une série labiale *sensu stricto* et une série dentale est particulièrement nette les Iguania. Excepté chez ce dernier infra-ordre, les glandes labiales des Sauriens ne comportent qu'une catégorie cellulaire, généralement muco-sérense, muqueuse chez les Scincoidea. Des cellules séro-muqueuses et muco-séreuses coexistent dans les glandes labiales des Anguimorpha. Les massifs labial supérieur et inférieur sont bien développés chez les Amphisbéniens; ils contiennent uniquement des mucocytes. Ces cellules forment la totalité des glandes labiales inférieures des Typhlopidae et coexistent, dans le massif labial supérieur de ceux-ci, avec des cellules séro-muqueuses groupées en lobules. Chez les Leptotyphlopidae où le massif labial supérieur est peu développé, des cellules séro-muqueuses n'apparaissent, à côté des mucocytes, que dans la partie postérieure des glandes labiales inférieures. L'uniformité des glandes labiales classiques des autres Ophidiens est grande; elles contiennent, chez les Booidea ainsi que chez les Colubroidea protéroglyphes et solénoglyphes, des mucocytes et des cellules muco-séreuses; des cellules séro-muqueuses s'y adjoignent chez de nombreux Colubridae.

3. Les glandes labiales spécialisées appartiennent au groupe dental inférieur chez les Sauriens, au groupe dental supérieur chez les Ophidiens et se caractérisent, à côté de l'hyperplasie, par la prédominance de cellules séro-muqueuses, les mucocytes ayant tendance à se localiser dans l'arbre canaliculaire ou dans le collecteur principal. La classique glande à venin des Helodermatidae et l'organe morphologiquement équivalent de *Varanus salvator* en sont les seuls exemples chez les Sauriens; leur structure se rapproche de celle de la glande de Duvernoy (parotide) qui représente, avec la glande à venin des Elapidae, Hydrophidae et Viperidae, les principales spécialisations de glandes labiales chez les Ophidiens. Ces derniers montrent, en outre, une légère tendance à la spécialisation anatomique (glande temporale antérieure) ou histologique (glande postérieure des Viperidae) des plus aborales parmi les glandes labiales supérieures.

4. Absentes chez les Ophidiens et des Amphisbéniens, les glandes palatines ne sont bien développées que chez les Gekkota, les Chamaeleonidae et les Teidae parmi les Sauriens; elles sont réduites ou absentes chez les autres représentants de ce groupe. Elles peuvent contenir une ou deux des quatre catégories cellulaires, les éléments muco-séreux étant les mieux représentés.

5. De structure très variable, les glandes sublinguales ne font défaut dans aucun cas; elles sont généralement bien développées. Leur état peut aller du simple champ glandulaire (Gekkonidae et Pygopodidae) à la glande monostomatique (Typhlopidae), la concentration des orifices, l'hyperplasie des tubes antérieurs et la diversification cellulaire étant plus ou moins poussées suivant les cas et non parallèles entre elles. On

Source : MNHN, Paris

distingue fréquemment un massif antérieur et un massif postérieur; seul le premier existe chez les Ophidiens où il est très uniforme; *Varanus salvator* et les Colubroidea sont, en outre, pourvus d'un massif glandulaire postérieur et médian, polystomatique dans tous les cas. La constitution cellulaire est très variable; des cellules muco-séreuses dominent chez les Ophidiens, des cellules muqueuses dans le massif postérieur des Sauriens et des Amphisbéniens, des cellules muco-séreuses ou séro-muqueuses, voire séreuses (*Brookesia* et *Varanus*) dans le massif antérieur des mêmes animaux.

6. Les glandes linguales sont très développées chez *Sphenodon punctatus*, bien développées chez les Gekkonidae, Pygodidae, Iguania et Anguioidea; elles sont plus ou moins réduites chez les autres Sauriens, absentes chez les Varanidae, les Amphisbéniens et les Ophidiens. Des mucocytes et des cellules muco-séreuses sont représentée chez la plupart des espèces, des cellules séro-muqueuses et sérenses chez les Iguania.

7. Bien représentés chez *Sphenodon punctatus*, les Gekkota à l'exception des Xantusidae, les Anguimorpha et les Iguania, les mucocytes encastrés dans l'épithélium buccal sont rares chez les Lacertoidea et les Scincoidea, absents chez les Amphisbéniens, rares chez les Leptotyphlopidae, mais très abondants chez les Typhlopidae et largement représentés chez les autres Ophidiens. C'est la moitié postérieure de la cavité buccale qui en représente le siège d'élection, leur groupement étant surtout le fait des plis de l'épithélium.

8. Du point de vue de l'anatomie comparée, le stade le plus primitif de l'évolution phylétique des glandes buccales, à savoir la glande unicellulaire, intra-épithéliale, est encore représenté chez les Lépidosauriens. On rencontre également des champs glandulaires intra-épithéliaux (glandes linguales), mais la plupart des glandes salivaires ont atteint le stade de la glande polystomatique, le type tubuleux ramifié dominant. Seules les glandes labiales spécialisées et la glande sublinguale des Typhlopidae on atteint le stade monostomatique; les glandes labiales classiques sont considérées par les anciens auteurs comme un massif polystomatique, mais l'individualité des unités nous paraît suffisante pour en faire un groupe de glandes monostomatiques juxtaposées.

9. L'évolution à l'échelle cellulaire semble se faire à partir d'un type muqueux; l'acidité des mucines est très variable suivant les cas, les mucines sulfatées décelées par les techniques histochimiques pouvant être peu acides ou franchement acides; dans l'ensemble, les mucines moyennement acides dominent très nettement. Des protides sont souvent présents dans les produit de sécrétion; leur coexistence avec des mucines acides représente l'éventualité la plus fréquente. Toutes les glandes spécialisées se caractérisent par une forte prédominance de cellules séro-muqueuses. Des cellules séreuses, dépourvues de glucides histochimiquement décelables, n'existent que dans les glandes salivaires des Iguania et dans la glande sublinguale antérieure de *Varanus salvator*.

10. La fonction venimeuse, dont la définition univoque présente des difficultés, semble avoir comme substrat cytologique des cellules séro-muqueuses; elle paraît cantonnée au territoire labial inférieur des Anguimorpha et au territoire labial supérieur des Colubroidea. Les cellules séro-muqueuses des glandes labiales des Anguidae et des Anniellidae, ainsi que la glande séro-muqueuse de *Varanus salvator*, découvertes à l'occasion de ce travail, pourraient représenter des étapes dans l'évolution qui conduit aux véritables glandes à venin. Parmi celles-ci, la glande à venin des Elapidae, Hydrophidae et Viperidae se caractérise, du point de vue cytophysiologique, par l'importance de l'accumulation extracellulaire du produit de sécrétion, ce dernier subissant selon toute apparence, à cette occasion, des modifications chimiques; elle représente donc le terme d'une évolution dont les stades antérieurs nous échappent. La glande de Duvernoy (parotide) des Colubridae, cytologiquement très comparable à la glande à venin des Helodermatidae, présente une variabilité de développement qui pourrait être signalétique de stades évolutifs de la fonction venimeuse.

11. Chez les Serpents aquatiques spécialisés (Hydrophidae, Acrochordidae et Homalopsinae), le massif labial supérieur est très peu développé et, chez *Microcephalophis gracilis*, cette réduction affecte même le massif labial inférieur. En dehors de ce cas, le genre de vie ne paraît pas exercer d'influence sensible sur la morphologie des glandes salivaires.

12. Du point de vue de la systématique, l'étude histologique des glandes salivaires confirme les affinités qui existent entre certaines familles de morphologie externe très différente, comme les Gekkonidae et les Pygopodidae, les Anguidae et les Helodermatidae; elle souligne l'homogénéité de certains groupes (Iguania, Scincoidea, Booidea, Colubroidea) et apporte des arguments en faveur de l'hypothèse selon laquelle les Varanidae, inclus dans l'infra-ordre des Anguimorpha, pourraient être plus proches de la souche des Ophidiens que n'importe quelle autre famille de Sauriens. Il n'en est pas moins vrai que des glandes salivaires très spécialisées et primitives peuvent coexister chez une même espèce et que l'évolution des différentes

Source : MNHN, Paris

glandes, dans les différentes lignées, n'est ni synchrone, ni parallèle. Il en résulte que l'intégration des données fournies par l'examen de ces organes n'est possible qu'en tenant compte de l'ensemble des autres critères habituellement utilisés en systématique. Ce phénomène est particulièrement net en ce qui concerne les Xantusidae, et les Lacertoidea, ainsi que les différents groupes très spécialisés, tels que les Amphisbéniens, les Typhlopidae et les Leptotyphlopidae.

13. La comparaison des glandes salivaires des Lépidosauriens avec celles des autres Reptiles est rendue difficile par l'absence de recherches récentes portant sur les Chéloniens et les Crocodiliens. En ce qui concerne les autres Vertébrés, la comparaison avec les Oiseaux est facile, puisque ceux-ci sont pourvus des mêmes territoires glandulaires que les Reptiles, à l'exception du massif labial. Il n'existe pas de bases solides permettant une homologation, même anatomique, avec les glandes salivaires des Mammifères ou des Batraciens. Dans l'ensemble, l'évolution des glandes salivaires est beaucoup moins poussée chez les Reptiles que chez les Mammifères, où dominent de loin les glandes monostomatiques; elle se rapproche de l'état atteint dans la classe des Oiseaux, où la plupart de ces organes sont polystomatiques. Du point de vue cytologique et histochimique, les glandes salivaires des Lépidosauriens diffèrent de celles des Mammifères étudiés à cet égard à la fois par une acidité moindre des mucines élaborées et une participation moindre de protides à la constitution des produits de sécrétion. Cette différence pourrait être en rapport avec la physiologie digestive, la nourriture étant beaucoup plus divisée dans la cavité buccale des Mammifères que dans celle des Reptiles. Les résultats qu'apporte l'étude comparée des glandes salivaires des Lépidosauriens interdisent de souscrire à la théorie de la mucification (HEIDENHAIN, 1920), faisant de la présence d'éléments muqueux ou muco-séreux dans une glande salivaire un phénomène secondaire.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Adams (C. W. M.), 1956. — A stricter interpretation of the ferric ferrycyanide reaction with particular reference to the demonstration of protein-bound sulphydryl and disulphide groups. *J. Histochem. Cytochem.*, **4**, 23-35.

Anthony (J.), 1955. — Essai sur l'évolution anatomique de l'appareil venimeux des Ophidiens. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, (11), **17**, 7-53.

Arvy (L.), 1963. — Comparative histoenzymology of the salivary glands. *Ann. New York Acad. Sci.*, **106**, 472-492.

Arvy (L.), 1967. — Contribution à l'étude des glandes orales des Ophidiens. *Toxicon*, **5**, 79-83.

Barrnett (R. J.) et Seligman (A. M.), 1962. — Histochemical demonstration of protein-bound sulhydryl groups *Science*, **116**, 323-327.

Becher (S.), 1921. — *Untersuchungen über Echtfärbung der Zellkerne mit künstlichen Beizenfarbstoffen*. Springer, Berlin.

Bobeau (G.), 1912. — Faits histologiques indiquant une fonction endocrine dans la glande à venin des Ophidiens. *C. R. Soc. Biol., Paris*, **72**, 880-882.

Bidbeau (G.), 1913. — On the minute structure of the poison-gland of the Cobra (*Naja tripudians*). *Spolia Ceylanica*, **9**, 16-21.

Bibeau (G.), 1934. — Recherches histophysiologiques sur la glande à venin du Cobra, *Rev. Pathol. comp.*, **34**, 593-597.

Bobeau (G.), 1935*a*. — Recherches histophysiologiques sur la glande à venin du Cobra (*suite*). *Rev. Pathol. comp.*, **35**, 556-576.

Bobeau (G.), 1935*b*. — Note sur le travail cellulaire d'élaboration du venin dans la parotide normale du Cobra. *Rev. Pathol. comp.*, **35**, 788-795.

Bibeau (G.), 1936. — Histophysiologie normale et pathologique de la glande à venin du Cobra. *Bull. Soc. Roy. Sci. Méd. Nat., Bruxelles*. **36**, 53-58.

Bobeau (G.), 1942. — Modifications structurales de la glande vénimeuse des serpents exotiques soumis à la captivité en Europe. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique*, **18**, (54), 1-16.

Bolk (L.), 1911. — Über die Gaumenentwicklung und die Bedeutung der oberen Zahnleiste beim Menschen. *Z. Morphol. Anthropol.*, **14**, 241-304.

Bolk (L.), 1913. — *Odontologische Studien*. I. G. Fischer, Jena.

Bolognani, Fantin (A. M.), et Bolognani (L.), 1964. — Contributo alla conoscenza delle ghiandole cefaliche di *Tropidonotus natrix*. *L. Riv. istochimica*, **10**, 445-454.

Brazil (V.) et Vellard (J.), 1926. — Contribuçao al estudo des glandulas des serpentes aglyphas. *Mem. Inst. Butantan, Sao Paulo*, **3**, 301-325.

Busch (C. H.), 1898. — Beitrag zur Kenntnis der Gaumenbildung bei den Reptilien. *Zool. Jhb., Anat.*, **11**, 441-500.

Chabas (M.), 1669. — *Nouvelles expériences sur la Vipère*. Paris.

Duvernoy (D. M.), 1804. — Cité d'après Fahrenholz (1937).

Duvernoy (D. M.), 1832. — Mémoire sur les caractères tirés de l'anatomie pour distinguer les serpents venimeux des serpents non venimeux. *Ann. Sci. Nat.*, **26**, 113-160.

Eckert (A.), 1926. — Entwicklung, Bau und Funktion der Oberlippendrüsen von *Tropidonotus natrix*. *Z. wiss. Zool.*, **128**, 383-420.

Einarson (L.), 1932. — A method for progressive selective staining of Nissl and nuclear substance in nerve cells. *Amer. J. Pathol.*, **8**, 295-307.

Emery (C.), 1875. — Ulber den feineren Bau der Giftdrüse der *Naja haje*. *Arch. mikr. Anat.*, **11**, 561-568.

Fahrenholz (C.), 1937. — *Drüsen der Mundhöhle. Hdbch. vergl. Anatomie Wirbeltiere* (L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius et W. Lubosch), **3**, 115-210. Urban & Schwarzenberg, Berlin.

Fisher (E. R.) et Lillie (R. D.), 1954. — The effect of methylation on basophilia. *J. Histochem. Cytochem.*, **2**, 81-87.

Fontana (F.), 1781. — *Sur les poisons et sur le corps animal. Traité sur le venin de la vipère*. Paris.

Gabe (M.), 1947. — Sur l'emploi du picrate de vert de méthyle pour la différenciation de la coloration d'Altmann. *Bull. Histol. appl.*, **24**, 5-8.

Gabe (M.), 1953. — Quelques applications de la coloration par la fuchsine-paraldéhyde. *Bull. Micro. appl.*, (2), **3**, 152-161.

Source : MNHN, Paris

GABE (M.), 1964. — Histochimie des produits de sécrétion. *Biologie médicale*, **53**, 641-674.
GABE (M.), 1968. — *Techniques histologiques*. Masson & Cie, Paris.
GABE (M.) et ARVY (L.), 1961. — *Gland Cells. The Cell* (J. Brachet et A. E. Mirsky), **5**, 1-88. Academic Press, New York.
GABE (M.) et MARTOJA (M.), 1956. — Rôle du facteur temps dans l'arétylation réversible suivant McManus et Casonz *Ann. Histochimie*, **1**, 181-190.
GABE (M.) et MARTOJA (M.), 1957. — Une coloration trichrome en un temps sans différenciation. *Bull. Micro. appl.*, (2), **7**, 50-53.
GABE (M.) et SAINT GIRONS (H.), 1964. — *Contribution à l'histologie de Sphenodon punctatus Gray*. Éditions du C.N.R.S., Paris.
GABE (M.) et SAINT GIRONS (H.), 1966. — Contribution à la morphologie comparée du cloaque et des glandes épidermoïdes de la région cloacale des Lépidosauriens. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., N.S.*, **33**, 149-292.
GANS (C.) et KOCHVA (E.), 1965. — The accessory gland in the venom apparatus of viperid snakes. *Toxicon*, **3**, 61-63.
GENNARO (J. F.), SQUICCIARINI (P. J.) HEISLER (M.) et HALL (H. P.), 1960. — The microscopic anatomy and histochemistry of the poison apparatus of the cottonmouth moccasin (*Ancistrodon p. piscivorus*). *Anat. Rec.*, **136**, 196.
GENNARO (J. F.), CALLAHAN (W. P.), LUMINEZ (A. E.), 1963. — The anatomy and biochemistry of a mucus secreting cell type present int the poison apparatus of the pit viper *Ancistrodon piscivorus piscivorus*. *Ann. New Yor Acad. Sci.*, **106**, 463-471.
GUENTHER (A.), 1867. — Contribution to the anatomy of *Hatteria* (*Rhynchocephalus* Owen). *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, **2**, 1-34.
HAAS (G.), 1964. — Anatomical observations on the head of *Liothyphlops albirostris* (Typhlopidae, Ophidia). *Acta Zoologica*, **45**, 1-62.
HALMI (N.), 1952. — Differentiation of two types of basophils in the adenohypophysis of the rat and the mouse. *Stain Technology*, **27**, 61-64.
HARRISON (H. S.), 1900. — The development and succession of teeth in *Hatteria punctata*. *Quart. J. micr. Sci.*, (2), **44**, 161-213.
HEIDENHAIN (M.), 1908. — Uber Vanadiumhämatoxylin, Pikroblauschwarz und Kongo-Korinth. *Z. wiss. Mikr.*, **25**, 401-410.
HEIDENHAIN (M.), 1915. — Uber die Mallorysche Bindegewebsfärbung mit Kornin und Azokarmin als Vorfarben. *Z. wiss. Mikr.*, **32**, 361-372.
HEIDENHAIN (M.), 1920. — Neue Grundlegungen zur Morphologie der Speicheldrüsen. *Anat. Anzeiger*, **52**, 308-320.
JUNQUEIRA (L. C. U.), SESSOT (A.) et NAHAS (L.), 1951. — Sur la nature des cellules sécrétantes de la glande parotide. *Bull. Micro. appl.*, (2), **1**, 133-135.
KOCHVA (E.), 1962. — On the anatomy of the venom apparatus in snakes and venom secretion by *Vipera palestinae*. *Dapim Refuiim, Jerusalem*, **21**, 593-615.
KOCHVA (E.), 1963. — The phylogenetic significance of the venom apparatus in snakes. *Amer. Zool.*, **3**, 487.
KOCHVA (E.), 1965. — The development of the venom gland in the opisthoglyph snake *Telescopus fallax* with remarks on *Thamnophis sirtalis* (Colubridae, Reptilia). *Copeia* **1965** (2), 147-154.
KOCHVA (E.) et GANS (C.), 1966*a*. — The venom gland of *Vipera palestinae* with comments ont he glands of some other viperines. *Acta anatomica*, **52**, 365-401.
KOCHVA (E.) et GANS (C.), 1966*b*. — Histology and histochemistry of venom glands of some crotaline snakes. *Copeia*, **1966** (3), 506-515.
KOCHVA (E.) et GANS (C.), 1967. — The structure of the venom gland and secretion of venom in viperid snakes. *In Animal Toxins* (Russel et Saunders), Pergamon Press, Oxford (cité d'après ROSENBERG, 1967).
KOCHVA (E.), SHAYER-WILLBERG (M.) et SUMIA (R.), 1967. — The special pattern of the venom gland in *Atractaspis* and its bearing on the taxonomic status of the genus. *Copeia*, **1967**(4), 763-772.
LAINOY (L.), 1901. — Sur la présence de formations ergastoplasmiques dans les glandes salivaires des Ophidiens. *C.R. Soc. Biol. Paris*, **53**, 742-743.
LAUNDY (L.), 1902. — Élaboration du vénogène et du venin dans la glande parotide de la *Vipera aspis*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **135**, 539-540.
LEBLOND (C. P.), 1950. — Distribution of periodic acid-reactive carbohydrates in the adult rat. *Amer. J. Anat.*, **86**, 1-50.
LEYDIG (F.), 1873. — Uber die Kopfdrusen einheimischer Ophidier. *Arch. mikr. Anat.*, **9**, 598-652.
LISON (L.), 1960. — *Histochimie et cytochimie animale*, 3e édition. Gauthier-Villars, Paris.
MACKENZIE (W. C.) et OWEN (W. J.), 1923. — Studies on the comparative anatomy of the alimentary canal of australian Reptiles. *Proc. Roy Soc. Victoria, Melbourne*, **36**, (N.S.), 41-49.
MCMANUS (J. F. A.), 1946. — The histological demonstration of mucus after periodic acid. *Nature*, **158**, 202.
MANN (G.), 1894. — Uber die Behandlung der Nervenzellen für experimentell-histologische Untersuchungen. *Z. wiss. Mikr.*, **11**, 479-481.
MASSON (P.), 1923. — *Diagnostics histologiques*. Maloine, Paris.
MECKEL (J. F.), 1826. — Uber die Kopfdrüsen der Schlangen. *Arch. Anat. Physiol.*, **9**, 1-13.

Source : MNHN, Paris

MOWRY (R. W.), 1956. — Alcian blue technics for the histochemical study of acidic carbohydrates. *J. Histochem. Cytochem.*, **4**, 407-408.

MOWRY (W. R.), 1963. — The specific value of methods that color both acidic and vicinal hydroxyl groups in the histochemical study of mucins. With revised directions for the colloidal iron stain, the use of alcian blue G8X and their combination with the periodic acid-Schiff reaction. *Ann. New York Acad. Sci.*, **106**, 402-423.

MÜLLER (J.), 1830. — Cité d'après FAHRENHOLZ (1937).

MUNGER (B. L.), 1964. — Histochemical studies on seromucous-and mucous-secreting cells of human salivary glands. *Amer. J. Anat.*, **115**, 411-430.

NEUBERT (K.), 1940. — Der Feinbau der Lymphknotenkapsel beim Menschen. *Z. Anat. Entwicklungsgesch.*, **110**, 709-725.

ODOR (D. L.), 1965. — The poison gland of the cottonmouth moccasin, *Ancistrodon piscivorus piscivorus*, as observed with the electron microscope. *J. Morphol.*, **117**, 115-134.

ODOR (D. L.) et GENNARO (J. F.), 1960. — The poison gland of the cottonmouth moccasin, *Ancistrodon p.piscivorus*, as observed with the electron microscope. *Anat. Rec.*, **136**, 343.

OPPEL (A.), 1900. — *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere*, **3**. G. Fischer, Jena.

OSAWA (G.), 1897. — Beiträge zur Lehre von den Eingeweiden der *Hatteria punctata*. *Arch. mikr. Anat.*, **49**, 113-226.

PEARSE (A. G. E.), 1960. — *Histochemistry*. 2d edition, Churchill, London.

PENTEADO (D.), 1918. — Cité d'après FAHRENHOLZ (1937).

PHISALIX (C.) et BERTRAND (G.), 1894. — Atténuation du venin de Vipère par la chaleur et vaccination du Cobaye contre ce venin. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **118**, 356-357.

PHISALIX (M.), 1922. — *Animaux venimeux et venins*. 2 vol. Masson & Cie, Paris.

QUINTARELLI (G.), 1963. — Histochemical identification of salivary mucins. *Ann. New York Acad. Sci.*, **106**, 339-363

RADOVANOVIC (M.), 1928. — Der Giftapparat der Schlangen mit besonderer Berücksichtigung der *Naja tripudians*. *Jena. Z. Naturwiss.*, **63**, 559-616.

RADOVANOVIC (M.), 1935. — Anatomische Studien am Schlangenkopf. *Jena. Z. Naturwiss.*, **69**, 321-422.

RANBY (J.), 1728. — Cité d'après FAHRENHOLZ (1937).

RAVETTO (C.), 1964. — Alcian blue-alcian Yellow. A new method for the identification of different acidic groups. *J. Histochem. Cytochem.*, **12**, 44-45.

RAYNAUD (J.), 1961. — Sur la structure des glandes salivaires de l'Orvet. *Bull. Soc. Zool. France*, **86**, 710-713.

REDI (F.), 1778. — *Osservazioni intorno alle vipere*. Napoli.

REICHEL (P.), 1882. — Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüssen der Wirbeltiere. *Morphol. Jhb.*, **8**, 1-72.

REGAUD (Cl.), 1910. — Études sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogenèse chez les Mammifères. *Arch. Anat. micr.*, **11**, 291-431.

ROSENBERG (H. I.), 1967. — Histology, histochemistry and emptying mechanism of the venom glands of some elapid snakes. *J. Morphol.*, **123**, 133-156.

SCHLEGEL (H.), 1837. — *Essai sur la physionomie des Serpents*. Arnz & Cie, Leiden.

SEWERTZOFF, (S. A.), 1929. — Zur Entwicklungsgeschichte der Zunge bei Reptilien. *Acta zool.*, **10**, 231-431.

SHACKLEFORD (J. M.), 1963. — Histochemical comparison of mucous secretion in rodent, carnivore, ungulate, and primate major salivary glands. *Ann. New York Acad. Sci.*, **106**, 572-582.

SMITH (M.), 1943. — *Reptilia and Amphibia. Vol. III, Serpentes. The Fauna of British India, Ceylon and Burma*. Taylor & Francis, London.

SMITH (M.) et BELLAIRS (A. de), 1947. — Head glands of snakes. *J. Linn. Soc. London*, **41**, 353-368.

SPICER (S. S.), 1963. — Histochemical differentiation of Mammalian mucopolysaccharides. *Ann. New York Acad. Sci.*, **106**, 379-388.

SPICER (S. S.) et LILLIE (R. D.), 1959. — Saponification as a means of selective reversing the methylation blockade of tissue basophilia. *J. Histochem. Cytochem.*, **7**, 123-125.

SOUBEIRAN (J.), 1828. — De la structure de la glande à venin dans le genre *Vipera* et le genre *Cerastes*. *Ann. Soc. Linn. Maine-et-Loire*, **4**, 98-102.

STEWART (J.), 1891. — Cité d'après FAHRENHOLZ (1937).

STROZZI (L.), 1965. — Study of the morphology of the venom gland of *Tachymenis peruviana assimilis* (Jan), Ophidia. *Boll. chilen. Porasitol.*, **20**, 98-105.

TAUB (A. M.), 1966. — Ophidian cephalic glands. *J. Morphol.*, **118**, 529-542.

TAUB (A. M.), 1967*a*. — Systematic implications from the labial glands of the Colubridae. *Herpetologica*, **23**, 145-148.

TAUB (A. M.), 1967*b*. — Comparative histological studies on Duvernoys gland of Colubrid Snakes. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **138**, 1-50.

UNNA (P. G.), 1910. — *Plasmazellen. Enzykl. mikr. Technik*, **2**, 774-782.

WEST (G. S.), 1895. — On the poison apparatus of certain snakes. *Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci.* 1895, p. 737.

WETTSTEIN (O. V.), 1934-1937. — *Rhynchocephalia. Kükenthals Hdbch. Zoologie*, **7/1**, (2)1-(2)235.

WOERDEMANN (M.), 1921. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Zähnen un Gebiss der Reptilien. V. Uber die Beziehungen der Mundhöldendrüsen zum Zahnsystem. *Arch. mikr. Anat.*, **95**, 396-413.

Source : MNHN, Paris

WOLTER (M.), 1924. — Die Giftdrüse von *Vipera berus*. *Jena. Z. Naturw.*, **60**, 305-362.
YASUMA (A.) et YSJIKAWA (T.), 1953. — Ninhydrin-Schiff and Alloxan-Schiff staining. *J. Lab. clin. Med.*, **41**, 296-299.
ZIEGLER (H.), 1936. — Zur Morphologie gemischter Hauptstücke in sublingualen Speicheldrüsen von Haustieren. *Z. mikr.-anat. Forsch.*, **39**, 100-104.
ZIMMERMANN (K.), 1927. — *Die Speicheldrüsen der Mundhöhle une die Bauchspeicheldrüse. Möllendorffs Hdbch. mikr. Anat.*, **5/1**, 61-244, Springer, Berlin.

Adresse des auteurs :

M. GABE, Laboratoire d'évolution, Faculté des sciences, 105, boulevard Raspail, Paris-6e.

H. SAINT GIRONS, Laboratoire d'écologie, Muséum d'histoire naturelle, 4, avenue du Petit-Château. 91-Brunoy.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

IMPRIMERIE NATIONALE. — 8 564028 6

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

8 564028 6

Source : MNHN, Paris

Planche I

A. Coupe transversale de la tête d'*Anguis fragilis*. Bouin, réaction à l'APS-hématoxyline-piero-indigocarmin. Remarquer les glandes labiales (angle inférieur droit de la figure), sublinguale et palatines.

B. Détail d'une coupe voisine de la précédente. Trichrome en un temps. Remarquer de haut en bas la partie muqueuse d'une glande labiale, avec son conduit excréteur et les parties séro-muqueuses de deux autres glandes labiales.

C. Détail d'une coupe transversale de la tête de *Gerrhonotus multicarinatus*. Trichrome en un temps. Remarquer les cellules séro-muqueuses (en rouge), éparpillées entre les cellules muqueuses (en vert).

D. Détail d'une coupe transversale de la mâchoire inférieure de *Varanus salvator*. Trichrome en un temps. Remarquer la glande labiale séro-muqueuse (en bas), avec son collecteur central, dont l'épithélium comporte quelques mucocytes, ainsi que les glandes labiales classiques (en haut).

E. Détail d'une coupe transversale de la tête de *Typhlops punctatus*, intéressant le massif labial supérieur. Méthode de Ravetto. Remarquer la partie séro-muqueuse de la glande labiale supérieure (en jaune) et les mucocytes de la cavité buccale (en jaune-vert ou vert).

F. Détail d'une coupe transversale de la tête de *Natrix maura*, intéressant le massif labial supérieur. Trichrome en un temps. Remarquer la glande de Duvernoy, fortement érythrophile (en haut) et les trois catégories cellulaires des glandes labiales supérieures (en bas).

G. Coupe voisine de la précédente. Réaction à l'APS-hématoxyline-piero-indigocarmin. Remarquer la faible réactivité du produit de sécrétion de la glande de Duvernoy et les différences de réactivité des trois types cellulaires des glandes labiales supérieures.

H. Détail d'une glande labiale inférieure d'*Eryx johni*. Méthode de Mowry au bleu alcian-APS. Remarquer les neurocytes, fortement APS-positifs et les cellules muco-séreuses, colorées par le bleu alcian.

I. Détail d'une glande labiale supérieure de *Vipera aspis*. Trichrome en un temps. Remarquer les différences de cyanophilie des cellules muqueuses et muco-séreuses.

J. Détail d'une glande labiale supérieure de *Crotalus atrox*. Trichrome en un temps. Remarquer la disposition des cellules muco-séreuses (vert foncé) et muqueuses (vert clair).

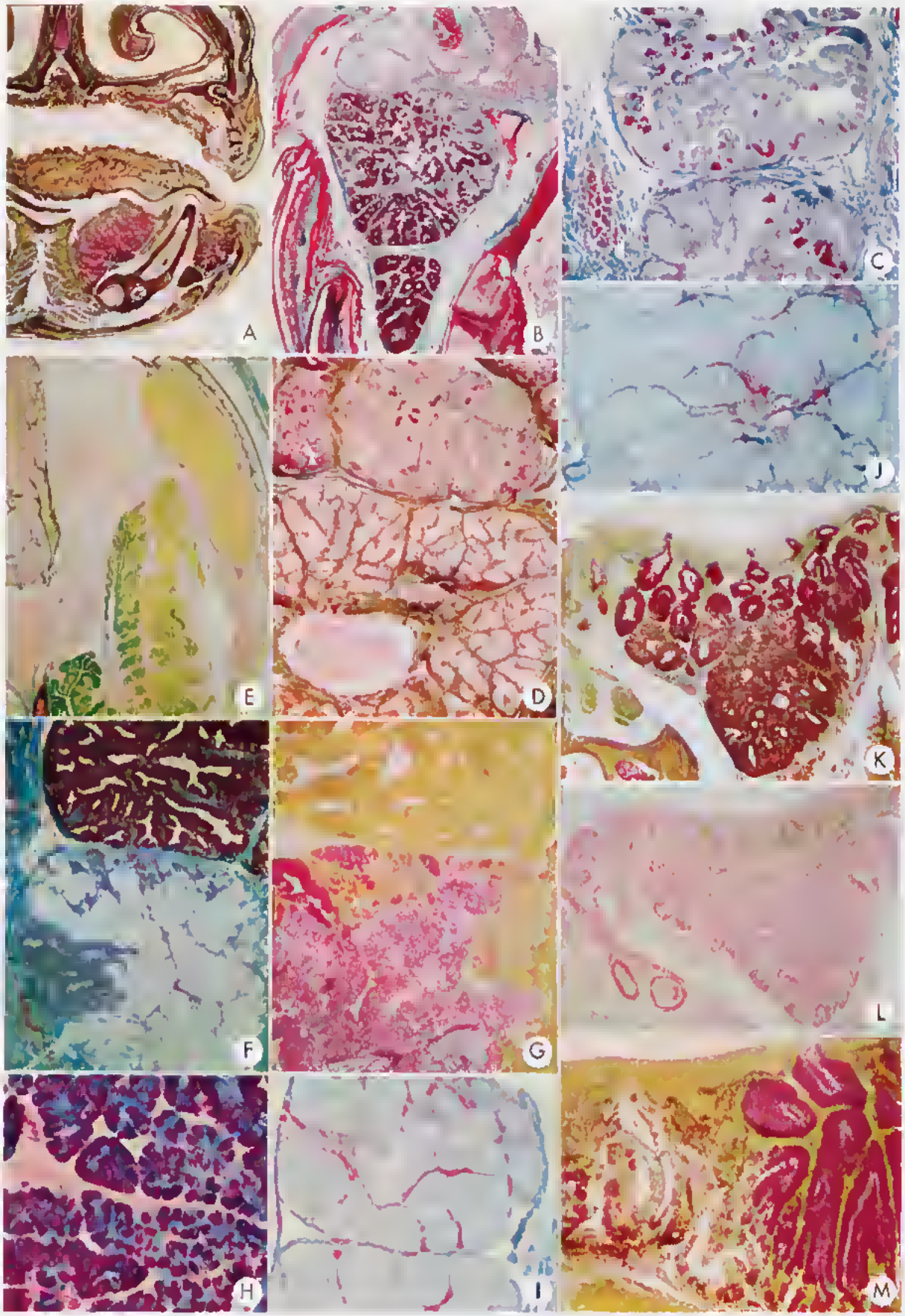
K. Coupe transversale de la glande sublinguale de *Delma fraseri*. Réaction à l'APS-hématoxyline-piero-indigocarmin. Remarquer les différences de réactivité des zones superficielles (en haut) et profonde.

L. Coupe voisine de la précédente. Méthode de Ravetto. Remarquer la présence de mucines acides dans les collets.

M. Détail d'une coupe parasagittale de la glande sublinguale de *Cordylus cordylus*, intéressant la limite des massifs antérieur et postérieur. Réaction à l'APS-hématoxyline-piero-indigocarmin. Remarquer les différences morphologiques des cellules des deux massifs et la réactivité de leurs produits de sécrétion.

(Clichés pris avec la collaboration de M. A.-R. DEVEZ).

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST.

Source : MNHN, Paris

Planche II

A. Coupe transversale de la mâchoire inférieure de *Varanus salvator*. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin. Remarquer les massifs superficiels et profonds de la glande sublinguale; la dualité de ce dernier apparaît nettement.

B. Détail de la même préparation, montrant la glande sublinguale profonde (partie séreuse) et le fond des tubes de la glande sublinguale superficielle.

C. Détail de la glande sublinguale de *Phrynosoma m'calli*. Méthode de Ravetta. Remarquer l'acidité des mucines du massif antérieur (à droite) et des fonds des tubes du massif postérieur (à gauche).

D. Partie rostrale de la glande sublinguale d'*Anguis fragilis*. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin. Remarquer la réactivité du produit de sécrétion.

E. Massif postérieur (en haut) et antérieur (en bas) de la glande sublinguale de *Tropidophis wiegmanni*. Méthode de Mowry au bleu alcian-APS. Remarquer la teinte bleue du produit de sécrétion des fonds des tubes du massif postérieur et de tous les tubes du massif antérieur, signalétique de la présence de mucines acides.

F. Détail d'une coupe voisine de la précédente. Méthode de Ravetta. La teinte jaune de la majeure partie des tubes du massif postérieur est signalétique d'une acidité faible des mucines du produit de sécrétion.

G. Coupe transversale de la tête d'*Uta graciosa*. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin. Remarquer la réactivité du fond des glandes linguales, des glandes sublinguales et labiales inférieures (angle inférieur gauche du cliché).

H. Détail d'une coupe sagittale de la langue de *Cordylus cordylus*. Trichrome en un temps. Remarquer le faible développement de la cyanophilie des glandes linguales.

I. Coupe voisine de la précédente. Réaction métachromatique au bleu de toluidine. Remarquer la métachromasie bêta des glandes linguales et l'abondance des labrocytes dans les couches sous-muqueuses.

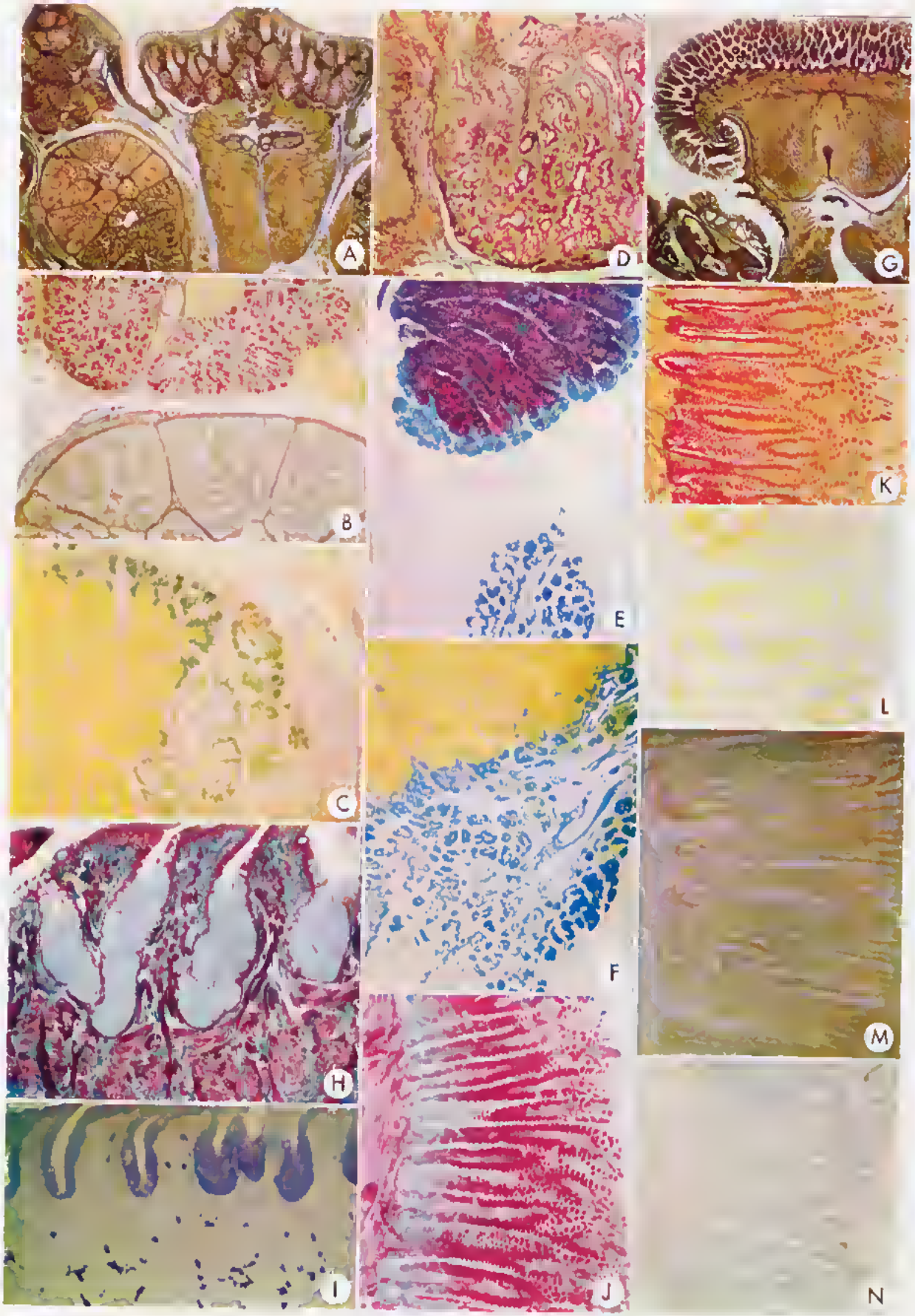
J. Détail d'une coupe transversale de la langue de *Phrynosoma m'calli*. Trichrome en un temps. Remarquer la cyanophilie du produit de sécrétion du fond des plis et le passage progressif à l'érythrophilie (de gauche à droite).

K. Coupe voisine de la précédente. Réaction à l'APS-hématoxyline-picro-indigocarmin. Remarquer l'atténuation de la réactivité depuis le fond des plis (à gauche) jusqu'à la surface (à droite).

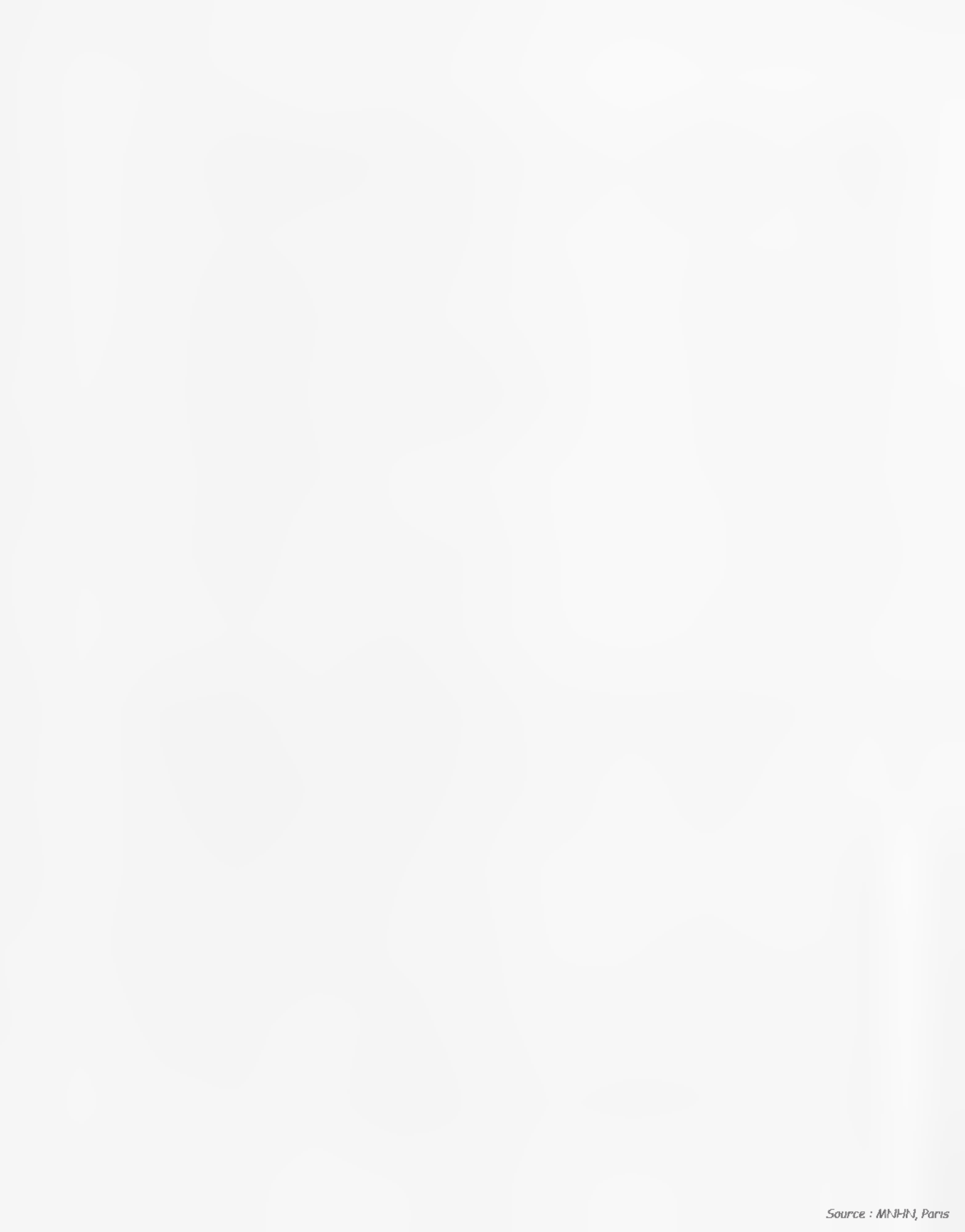
L à N. Détails d'une coupe parasagittale de la langue de *Sphenodon punctatus*. Méthode de Ravetto. Remarquer la teinte jaune, signalétique de la présence de mucines peu acides, dans les plis de la région postérieure (L), l'apparition de mucines très acides dans la zone intermédiaire (M) et leur présence exclusive dans les plis de la région antérieure (N.)

(Clichés pris avec la collaboration de M. A.-R. DEVEZ).

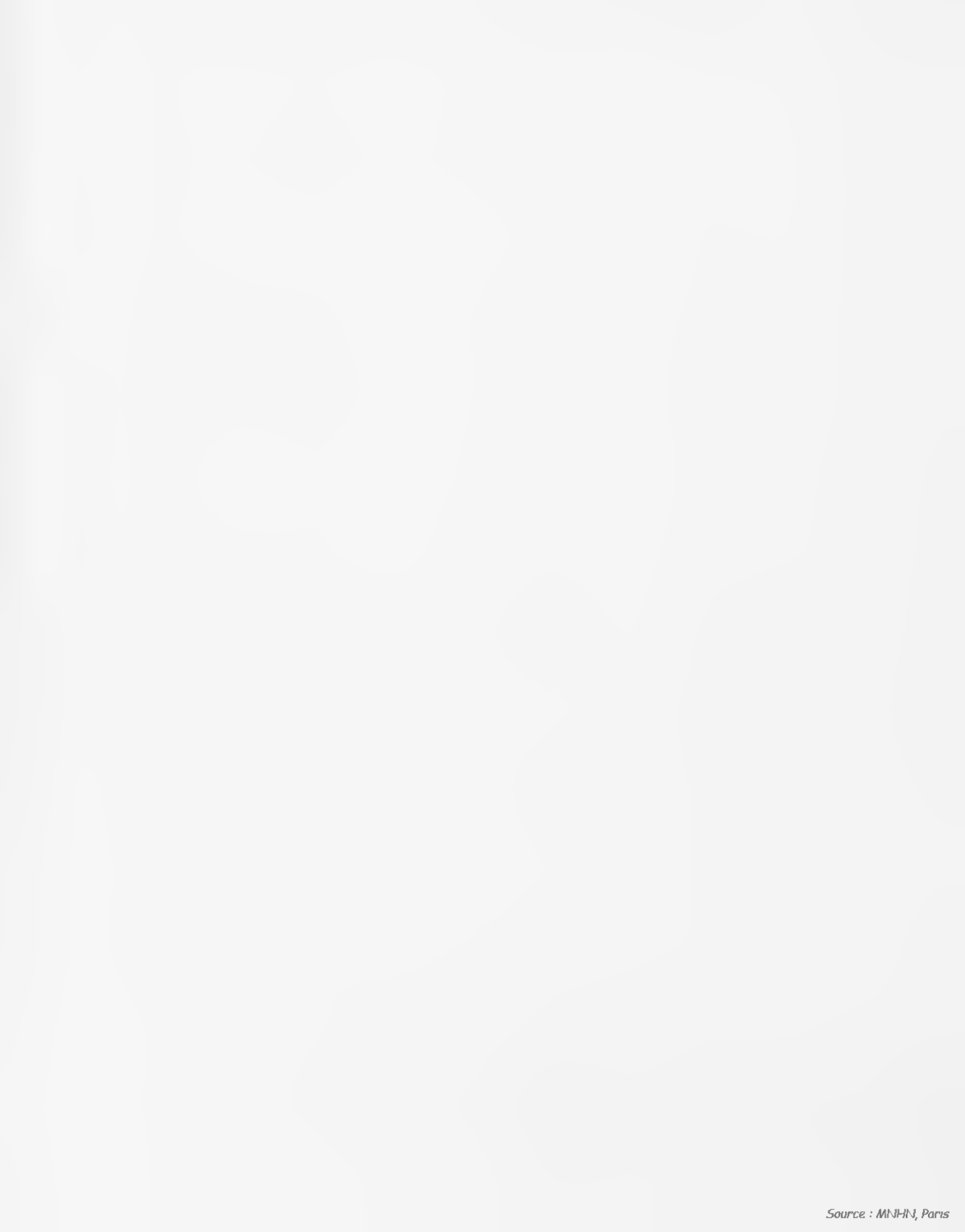
Source : MNHN, Paris



BIBL. DU
Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris